中央广播电视大学教学用书

普通生物学

专题汇编

下册



北京大学出版社

58.1
144
:2

中央广播电视大学教学用书

普通生物学

专题汇编

（下）

中央广播电视大学生物学组汇编

中国科学院植物研究所北京植物园图书室藏
012558

北京大学出版社

中科院植物所图书馆
S0012930

中央广播电视大学教学用书

普通生物学专题汇编（下）

北京大学出版社出版
（北京大学校内）

北京大学印刷厂排版
中国科学技术情报研究所印刷厂印刷
新华书店北京发行所发行

850×1168毫米　32开本　10.75印张　267千字
1981年11月第一版　1982年12月第二次印刷
印数：50001—65000册

统一书号：13209·20　定价：1.35元

目　录

前言 ……………………………………………………………………

第七讲　遗传　（刘祖洞） …………………………………… 1

　一、孟德尔遗传方式 …………………………………………… 1

　二、基因与染色体 ……………………………………………… 12

　三、遗传物质的改变 …………………………………………… 29

　四、遗传的分子基础 …………………………………………… 42

　复习思考题 ……………………………………………………… 61

第八讲　动物的行为　（张宗炳） …………………………… 68

　一、定型的行为 ………………………………………………… 69

　二、经验性的或学习的行为 …………………………………… 80

　三、社会性行为 ………………………………………………… 93

　复习题思考题 …………………………………………………… 103

第九讲　生命的起源和进化　（赵寿元） …………………… 104

　一、生命是什么 ………………………………………………… 104

　二、地球上生命的起源 ………………………………………… 116

　三、生命是怎样进化的？ ……………………………………… 140

　四、分子进化 …………………………………………………… 162

　五、物种形成 …………………………………………………… 173

　六、人类的出现和进化 ………………………………………… 179

　复习思考题 ……………………………………………………… 186

第十讲　从猿到人　（吴汝康） ……………………………… 187

　一、绪论 ………………………………………………………… 187

　二、人类的产生 ………………………………………………… 193

　三、人类的发展 ………………………………………………… 210

　四、猿人阶段 …………………………………………………… 214

五、智人阶段 ……234
六、人种的起源 ……244
七、人类发展的展望 ……247
复习思考题 ……250
第十一讲 生物与环境 （朱靖） ……251
一、生物与环境的关系 ……251
二、生物与环境的关系在空间上的反映 ……272
三、生物与环境的关系在时间上的反映 ……284
四、生物与环境的关系在功能与数量上的反映 ……298
五、人类与环境的关系 ……308
复习思考题 ……334

前　言

本书是中央广播电视大学“普通生物学专题”课的教材。主要对象是中学生物学教师，农、林、医方面的科技人员以及广大生物学爱好者。

本书是根据高等院校“普通生物学”基础课内容和体系而编写的。全书共十一个专题，分别由复旦大学王鸣歧、周德庆、刘祖洞、赵寿元、北京大学李荫蓁、胡适宜、何笃修、张宗炳、武汉大学吴熙载、山东大学黄浙、中国科学院古脊椎动物和古人类研究所吴汝康和动物研究所朱靖等同志编写。各专题都着重于基本知识和基础理论的阐述，力图做到深入浅出地从不同角度探讨生物发生发展的规律，同时也注意反映现代生物学的最新成果和研究动向。这十一个专题一方面在内容上是有联系的，在排列顺序上也反映了它们的连续性，但另一方面，既然叫做专题，它们就必然地各自都成一个完整的体系。读者可以顺序学习全书，也可以选学某几个专题。同时也应指出，由于各专题都是由不同同志分别撰写的，因此各专题所反映的学术观点就可能有不同之处。此外各专题的文字风格也都各有特色，内容的深浅也多少有所不同。对于这些，我们都沒有更动。

生物学科近年来的迅速发展，进一步显示了它对整个人类生活和生产实践的巨大影响，其重要性巳日益为人们所认识。因此，我们希望本书不仅是电视大学的教材，它也可供生物学界和农、林、医学界教师和科技人员的参考之用。

本书是在北京大学生物系陈阅增教授的具体指导和热心帮助下由电大生物学组汇编而成的。这种专题课程的组织形式，我们还是初次尝试。由于我们水平有限，加以时间紧迫，书中必定存在不少缺点和问题，热切希望读者提出宝贵意见，以求改进。

编者

一九八一年

前言

本书是中央广播电视大学"普通生物学"课程的参考书，[illegible]中学生物学教师、大、中、专院校的有关人员和广大生物学爱好者参考。

本书是根据高等学校"普通生物学"[illegible]，全书共十一个专题，分别由复旦大学于[illegible]、[illegible]、刘[illegible]，北京大学李[illegible]、[illegible]、[illegible]、张[illegible]，[illegible]大学[illegible]，[illegible]大学[illegible]，中国科学院[illegible]编写。各专题都着重于基本的[illegible]，力图深入浅出[illegible]从不同角度[illegible]。这十一个专题一方面[illegible]，另一方面，[illegible]上也反映了它们[illegible]。[illegible]各自都是一个完整的体系，读者可以[illegible]。同时[illegible]，[illegible]。因此各专题[illegible]色。[illegible]。

[illegible]

本书是在[illegible]编写的。[illegible]，我们[illegible]。由于我们水平有限，[illegible]，敬请读者提出宝贵意见，以便改进。

编者

一九八一年

第七讲 遗传

刘祖洞

一、孟德尔遗传方式

在孟德尔（Gregor Mendel）以前，流行的概念是混合遗传学说（blending theory of inheritance），认为遗传物质类似一种液体。根据这个概念，黑色动物和白色动物的杂种将是灰色的。灰色个体相互交配，后代仍然是灰色的。黑色和白色的遗传物质混合后，再也不会分开了。

孟德尔的主要贡献是提出了颗粒遗传学说（particulate theory of inheritance）。他认为遗传性状是由遗传因子决定的。遗传因子在传递中保持独立性，在杂种后代中又会分离出来，从而否定了长期流行的混合遗传概念。

孟德尔选用严格自花授粉的豌豆做实验材料，以少数几个容易区分的性状作为研究对象，在每一杂交试验中只观察一个或少数几个性状，记录每一代中不同类型的植株数，并进行统计分析，从而得出遗传学的两个基本规律——分离定律（law of segregation）和自由组合定律（law of independent assortment）。

1. 分离定律

显性和隐性 豌豆品种中，有开红花的和开白花的。开红花的植株自花授粉，后代都是开红花的；开白花的植株自花授粉，后代都是开白花的。把开红花的植株和开白花的植株作为亲本（P），进行杂交，得到的种子和它们长成的植株叫做子一代（F_1）。

子一代的植株全部开红花，沒有开白花的，也沒有开其它颜色的花的。这样，红花对白花来讲，是个显性性状，因为红花的性状在子一代中显示出来；白花对红花来讲，是个隐性性状，因为白花在子一代中沒有显示出来。合起来讲，这是一对相对性状。

分离现象 把子一代的红花植株自花授粉，所得的种子和它们长成的植株叫做子二代（F_2）。子二代中，除红花植株外，又出现了白花植株，这白花植株和亲代的白花植株一样。在子二代中，隐性的白花性状又出现了，这种现象叫做分离（图7.1）。

P　　红花　　×　　白花

↓

F_1　　红花

↓

F_2　　705红花∶224白花

图7.1　豌豆花冠颜色的遗传

孟德尔在豌豆杂交试验中除了研究红花和白花这一对相对性状外，还研究了其它 6 对相对性状，遗传方式和上述实验很相似。在子一代中可以看到显性现象，在子二代中出现分离现象。他的实验结果如下表所示：

表7.1　豌豆杂交试验的子二代结果

相对性状		子二代表现		比率
显性	隐性	显性性状	隐性性状	
饱满子叶	皱瘪子叶	5,474	1,850	2.96∶1
黄色子叶	绿色子叶	6,022	2,001	3.01∶1
红花	白花	705	224	3.15∶1
成熟豆荚不分节	成熟豆荚分节	882	299	2.95∶1
未熟豆荚绿色	未熟豆荚黄色	428	152	2.82∶1
花腋生	花顶生	651	207	3.14∶1
高植株	矮植株	787	277	2.84∶1

在这 7 对相对性状中，每一对相对性状之间都可相互区分。就以植株高矮这对相对性状来说吧，一般植物从高到矮往往是连续的，难以截然区分；但孟德尔所用的高植株在 2m 左右，而低植株则仅在 25—50cm 之间，所以这对相对性状之间也可正确区分。

就这 7 对相对性状在子二代中的分离比来看，显性植株都占 25%左右。也就是说，都出现 3:1，很有规律。为什么都出现 3:1呢？怎样来说明这个现象呢？

孟德尔假设 孟德尔为了解释这些结果，提出了下面的假设：

① 遗传性状由遗传因子决定（因为沒有看到性状的混合，所以必得认为遗传因子的本质是颗粒式的）；

② 每个植株內有一对遗传因子控制花冠颜色，另一对控制种子形状，……等等。每个植株有许多遗传因子，都是成对的。（这个推理是容易想像的：例如子一代植株至少有一个遗传因子是决定隐性性状，因为在以后的世代中显示了这个隐性性状；自然它们还有一个遗传因子是决定显性性状，因为它们显示这个显性性状）；

③ 每一生殖细胞只有一个遗传因子；

④ 在每对遗传因子中，一个来自父本雄性生殖细胞，一个来自母本雌性生殖细胞；

⑤ 形成生殖细胞时，每对遗传因子相互分开（即分离），分别进入生殖细胞中。这就是我们现在公认的“孟德尔分离定律”。形成的生殖细胞只得到每对因子中的一个；

⑥ 生殖细胞的结合（形成一个合子或新个体）是随机的；

⑦ 红花因子和白花因子是同一遗传因子的两种形式，其中红花因子对白花因子为显性，反过来，白花因子对红花因子为隐性。这就是说，植株中一个因子是红花，一个因子是白花时，这个植株表现为红花。两个因子都是红

花当然表现为红花，只有两个因子都是白花时，才表现为白花。

例如拿红花和白花的杂交试验来说，红花性状是显性性状，决定这性状的遗传因子用符号C来表示，白花性状是隐性性状，决定这性状的遗传因子用符号c来表示。按照前面的假设，亲代红花植株的细胞中有两个红花因子，写作CC，亲代的白花植株的细胞中有两个白花因子，写作cc。红花植株产生的生殖细胞或配子中，只有一个C，白花植株产生的生殖细胞或配子中，只有一个c。受精时，雌雄配子相互结合，成为合子，两个基因加在一起，成为Cc，这就是子一代植株，因为红花因子C对白花因子c是显性，所以子一代的植株都开红花。

子一代产生的配子，只能得到两个遗传因子中的一个。这时因子C与c分离，产生两种配子（雌雄配子都是两种），一种有C，一种有c。两种配子的数目相等，是1:1。

因为雌雄配子各有两种，受精时就可有4种不同的组合：

（a）C雌配子与C雄配子结合，形成CC；

（b）C雌配子与c雄配子结合，形成Cc；

（c）c雌配子与C雄配子结合，形成cC；

（d）c雌配子与c雄配子结合，形成cc。

因为配子的结合是随机的，所以这4种受精方式的发生机会相等，即各为$\frac{1}{4}$。而上面第2和第3两种受精方式所产生的合子是相同的，都是Cc，所以子二代植株中，$\frac{1}{4}$是CC，$\frac{2}{4}$是Cc，$\frac{1}{4}$是cc。但C对c是显性，所以$\frac{1}{4}$CC和$\frac{2}{4}$Cc都是开红花的，只有$\frac{1}{4}$cc是开白花的。从而子二代中红花植株与白花植株的比数是3:1（图7.2）。

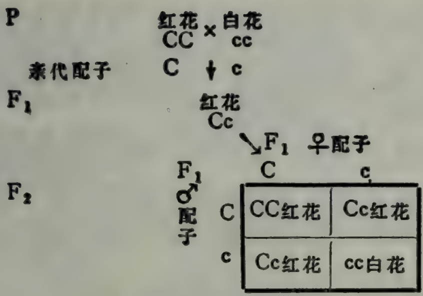


图7.2 豌豆花冠颜色的分离

基因型和表型 孟德尔的遗传因子，现在通称基因(gene)。基因这术语是丹麦约翰逊(W. Johannsen)最初提出来的。同一基因的不同形式，如红花基因C和白花基因c，相互是等位基因(alleles)。高株基因T和矮株基因t也相互是等位基因；但高株基因不是红花基因的等位基因。

亲代红花植株是CC，白花植株是cc，子一代红花植株是Cc，这些叫做基因型(genotype)，或称遗传型。基因型是生物体的遗传组成(genetic constituent)，是肉眼看不到的，要通过杂交试验才能检定。基因型CC和Cc表现为红花，基因型cc表现为白花，这些花色叫做表型(phenotype)或表现型。表型是表现出来的性状，是肉眼可以看到的，或可用物理、化学方法测定的。

不同的基因型表现为不同的表型，如CC表现为红花，cc表现为白花。也有不同的基因型表现为相同的类型的，如子一代植株的基因型是Cc，但它们的表型跟亲代基因型CC的表型相同，都是红花。CC和cc这两种基因型，由两个同是显性或同是隐性的基因结合而成，叫做纯合体(homozygote)；Cc这种基因型，由一个显性基因和一个隐性基因结合而成，叫做杂合体(heterozygote)。

孟德尔假设的验证 孟德尔只是做了杂交试验，他所看到的只是亲代，子一代和子二代个体的表型，和那7对相对性状所共

有的独特比数3:1。他看到的只是这些表型，图7.2全是根据见到的事实而推想出来的。但是一种假设，不仅要说明已得到的实验结果，而且还应该能够预期另一些实验的结果。

假使上面说明的假设是正确的，那么子一代红花植株跟亲代白花植株回交，后代植株的花色应该怎样呢？按照假设，亲代白花植株的基因型是cc，只产生 c 配子，所以子一代红花植株与亲代白花植株交配，后代的基因型应该一半是Cc，开红花，一半是cc，开白花。实验结果共得166个后代植株，其中 85 开红花，81开白花，与预期完全符合，说明杂合体的确产生两种配子，而且数目相等（图7.3）。

P　纯种红花 CC × 白花 cc

↓

F_1　红花 Cc × 白花 cc

↓

测交一代

F_1配子 / 隐性亲本配子	$\frac{1}{2}$C	$\frac{1}{2}$c
c	$\frac{1}{2}$Cc 红花	$\frac{1}{2}$cc 白花

图7.3　豌豆花冠颜色的测交试验

这个方法叫做测交（test cross），就是把杂种或杂种后代与隐性个体交配，以测定杂种或杂种后代的基因型。以后遗传学试验中常用这个方法测定个体的基因型。

孟德尔的一对相对性状的试验结果，后人把它归纳为孟德尔第一定律，又称分离定律。简单地讲，分离定律是，杂合体形成配子时，每对基因相互分开，两种配子数目相同。详细地讲，一对基因在杂合状态中保持相对的独立性，而在配子形成时，又按原样分离到不同的配子中去。在一般情况下，配子分离比是1:1，子二代基因型分离比是1:2:1，子二代表型分离比是3:1。分离出来

的隐性纯合体和原来隐性亲本在表型上一样，隐性基因并不因为和显性基因在一起而改变它的性质。

分离比实现的条件 假使我们研究一对性状的遗传，在子一代中看到显性现象，在子二代中看到3:1，那么下列的几个条件一定是满足的：

① 子一代个体形成的两种配子的数目是相等的，它们的生活力是一样的；

② 子一代的两种配子的结合机会是相等的。举例来说，C配子跟C配子和c配子的结合机会是相等的，c配子跟C配子和c配子的结合机会也是相等的；

③ 3种基因型个体的存活率到观察时为止是相等的。举例来说，基因型CC，Cc与cc的个体的存活率是一样的；

④ 显性是完全的。也就是说，C对c是完全显性的。

可是应该指出，即使上面列举的几个条件满足了，我们在子二代中得到的3:1往往是近似的，这是什么原因呢？因为花器内形成的雌雄配子是非常多的，但能够参加受精、并发育成新植株的却是很少的。这就意味着，要从无数的雌雄配子中抽取极为少数的一部分来，这样，具有不同基因的配子参与受精的机会就不可能完全相等。例如在红花植株与白花植株的交配中，每一株子一代红花植株形成了无数的C配子与c配子，而在参加受精并发育成新个体时，不可能数目是确切一致的。因为参加受精的C配子与c配子不是确切相等的，所以在子二代时，红花植株与白花植株的比例只可能与3:1近似了。

2. 自由组合定律

上面所讲的一些杂交试验中，孟德尔把注意力集中在一对相对性状。在解决了一对相对性状的遗传规律后，就从简单到复杂，从分析到综合，进一步研究两对相对性状的遗传。

两对性状的自由组合 我们所以要用杂交方式来育种，常常

因为两个亲本品种各具有一个优良性状，而我们想把两个优良性状结合在一起，这就是两对相对性状（或多对相对性状）之间关系问题，孟德尔也研究了这方面的问题。

试验用的一个亲本是子叶黄色和饱满的豌豆，另一亲本是子叶绿色和皺瘪的豌豆。把这两个亲本杂交，得到子一代。子一代豆粒全是黄色和饱满的。（请注意：这两个性状都是豆粒內子叶的性状，直接表现在子一代种子。所谓子一代种子，就是在亲本植株的豆荚內的种子。）子一代自花授粉，得到子二代种子（即子一代植株的豆荚內的种子），共计 556 粒豆粒，其中有黄满和绿皺，也有黄皺和绿满，一共 4 种（图7.4）。

P　　黄满　　×　　绿皺

↓

F_1　　黄满

↓

黄满315　　黄皺101

绿满108　　绿皺32

图7.4　豌豆的两对性状的杂交试验

其中黄满和绿皺两种是亲本原有的性状组合，叫做亲组合 (parental combination)，而黄皺和绿满是亲本品种原来所沒有的性状组合，叫做重组合（recom bination)。从子二代中重组类型的出现就得出颗粒式遗传的另一基本概念：决定着不相对应的性状的遗传因子在遗传传递上有相对独立性，可以完全拆开。在这个例子中，就是黄色可以和饱满完全拆开而和皺瘪组合，绿色可以和皺瘪拆开而和饱满组合。这也是混合式遗传所完全沒有预期到，而且也不能解释的。

那么怎样分析这个实验的定量结果呢？

我们先看黄和绿这一对相对性状。黄是显性，子一代应该全是黄的，子二代应该3/4是黄的，1/4是绿的。事实上，子一代全是黄的，子二代556粒豆粒中，416粒是黄的，140粒是绿的，的确是3/4和1/4。

再看另一对相对性状满和皺。满是显性，子一代应该全是满的，子二代中应该3/4是满的，1/4是皺的。事实上，子一代全是满的，子二代556粒豆粒中，423粒是满的，133粒是皺的，的确也是3/4和1/4。

因为不同对的相对性状可以相互组合，如果组合是随机的，那么在3/4的黄的里面，应该有3/4满，1/4皺；在1/4绿的里面，也是3/4满，1/4皺。反过来也是一样，在3/4满的里面，应该有3/4黄，1/4绿；在3/4皺的里面，也有3/4黄，1/4绿。总而言之，把两对相对性状合起来看，如果组合是随机的，应该是：

黄满＝3/4×3/4＝9/16

绿满＝1/4×3/4＝3/16

黄皺＝3/4×1/4＝3/16

绿皺＝1/4×1/4＝1/16

事实上正是如此，这 556 粒豌豆中

黄满	315粒
绿满	108粒
黄皺	101粒
绿皺	32粒

正好接近9/16，3/16，3/16和1/16，即9:3:3:1。

从定量数据看来，这两对相对性状非但可以拆开，进行重组，而且是自由组合的。

自由组合的解释 子叶黄色和绿色是一对相对性状，决定这对相对性状的基因用 Y 和 y 表示；子叶饱满和皺瘪是另一对相对性状，决定这对相对性状的基因用 R 和 r 表示。这样，亲本黄满的基因型是 YYRR，产生的配子只有一种，全为 YR；亲本绿皺的基因型是 yyrr，产生的配子也只有一种，全是 yr。YR 配子与 yr 配子结合，产生的子一代基因型是 YyRr，表型是黄满。

子一代植株的基因型是 YyRr，单拿 Y 和 y 来看，$\frac{1}{2}$配子带有 Y 基因，$\frac{1}{2}$配子带有 y 基因，单拿 R 和 r 来看也是一样，$\frac{1}{2}$配

子带有R基因，$\frac{1}{2}$配子带有r基因。现在把Yy和Rr合起来看，如Y和y的分离与R和r的分离彼此独立，则在$\frac{1}{2}$带Y的配子中，应有$\frac{1}{2}$R和$\frac{1}{2}$r，$\frac{1}{2}$带y的配子中也有$\frac{1}{2}$R和$\frac{1}{2}$r。换句话说，应该是$\frac{1}{4}$YR，$\frac{1}{4}$Yr，$\frac{1}{4}$yR和$\frac{1}{4}$yr，就是说，产生4种配子，数目相等，是1:1:1:1。

雌配子是这4种，雄配子也是这4种，可有16种组合。从图7.5可以看到，表型上9种是黄绿，3种是黄皺，3种是绿满，1种是绿皺，与实验结果符合。

P　黄满 YYRR　×　绿皱 yyrr
配子　YR　↓　yr
F_1　YyRr
↓自交
F_2

	Y R	Y r	y R	y r
YR	YYRR 黄满	YYRr 黄满	YyRR 黄满	YyRr 黄满
Yr	YYRr 黄满	YYrr 黄皱	YyRr 黄满	Yyrr 黄皱
yR	YyRR 黄满	YyRr 黄满	yyRR 绿满	yyRr 绿满
yr	YyRr 黄满	Yyrr 黄皱	yyRr 绿满	yyrr 绿皱

图7.5　豌豆的两对性状的杂交试验中，有关两对基因的独立分离

两对基因杂种的基因型和表型　要在子二代中得到9:3:3:1的表型分离比，子一代配子的分离比必须是1:1:1:1。这一点可用应用测交试验，即把子一代黄满（YyRr）与亲本双隐性植株（yyrr）回交，应该得到$\frac{1}{4}$黄满（YyRr），$\frac{1}{4}$黄皺（Yyrr），$\frac{1}{4}$绿满（yyRr），$\frac{1}{4}$绿皺（yyrr），实验结果的确和预期一致（图7.6）。

孟德尔所研究的7对相对性状中，任取两对性状，进行杂交试验，彼此间都是自由组合，这种情况在其它生物的其它性状间也常常看到。后人把这现象归纳为孟德尔第二定律，或称为自由组合定律。这定律可表达为"不同对基因在形成配子时自由组

F_1 黄满　　　　　　　亲本绿皱
YyRr　　　×　　　　yyrr

F_1植株的配子 / 绿皱植株的配子	YR	Yr	yR	yr
yr	YyRr 黄满 1 :	Yyrr 黄皱 1 :	yyRr 绿满 1 :	yyrr 绿皱 1

图7.6　两对基因杂种的测交

合”。但在二十世纪初就发现了这个定律的例外，同时也搞清了这个定律的适用范围，使遗传学大大向前发展，这要留待以后说明了。

多基因杂种　从上面看来，两对基因的遗传，在表面上稍稍复杂些，但在原则上还是简单的。在任何情况下，我们把注意力集中在一对基因，如果是纯合的，就沒有分离，如果是杂合的，就有分离。假使子一代是两对基因的杂合体（如 YyRr），就产生 4 种配子（如 YR，Yr，yR，yr），配子相互结合，有16种组合，子二代有 9 种基因型，如显性完全时，子二代的分离比是 $(3+1)^2=9+3+3+1$，有 4 种不同的表型。如子一代是 3 对基因的杂合体，就产生 8 种配子，有64种组合，在子二代时有27种基因型，如显性完全时，有 8 种表型，它们的比数是 $(3+1)^3$ 的展开。子一代是 4 对以上基因的杂合体时，就不再一一说明了。现在总结成一张表，可以一目了然（表7.2）。

从下表看来，杂交是增加变异组合的主要方法，所以育种上常常应用这种方法。

对培育良种的启示　自由组合有实践意义，因为通过杂交，通过基因的自由组合，可以形成对人有利的新品种。

例如，有一个小麦品种能抵抗霜害，但容易感染锈病，另一个小麦品种能抵抗锈病，但不能经受霜冻，让这两个品种杂交，就可能在子二代中找到既能抵抗霜害，又能抵抗锈病的类型。当

表7.2　杂交包括的基因对数与基因型和表型的关系

杂交中包括的基因对数	显性完全时子二代的表型数	子一代杂种形成的配子数	子二代的基因型数	子一代配子的可能组合数	分离比
1	2	2	3	4	$(3+1)^1$
2	4	4	9	16	$(3+1)^2$
3	8	8	27	64	$(3+1)^3$
4	16	16	81	256	$(3+1)^4$
⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮
⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮
n	2^n	2^n	3^n	4^n	$(3+1)^n$

然也可在子二代中出现既容易感染锈病又不耐霜冻的类型和其它类型。这里，育种工作者可以通过选择的方法，选留所需要的植株，淘汰不符合要求的植株。

在农业上，上述的方法是广泛应用的，许多优良的动、植物品种就是通过这样的方法培育成功的。

二、基 因 与 染 色 体

前面说明了杂交试验中基因的行为，但是没有谈到基因的物质基础或基因在细胞中的位置。在这里要说明基因是在细胞中的染色体上。

1. 性染色体与性别决定

各种两性生物中雌雄个体的比数大都是1:1，这是个典型的孟德尔比数，所以有人猜测，性别也和其它性状一样，也是按照孟德尔方式遗传的。1:1是回交比数，这意味着某一性别（例如雌性）是纯合体，而另一性别（例如雄性）是杂合体。McClung(1901)在直翅目昆虫中首次发现性染色体后，就自然地把性别的决定与

性染色体联系起来。

性染色体 已知道身体细胞中染色体成双，有n对，生殖细胞中染色体成单，只有n个。可是后来发现事实并非全然如此。详细地说，身体细胞中有一对染色体的形状相互间往往不同。从而形成配子时，一部分配子中有一个染色体往往跟另一部分配子中的对应染色体在形态上有所不同。这一形态上相互不同的染色体，就是性染色体（sex-chromosomes）.因为它们跟性别决定直接有关，所以就得了这个名称。性染色体以外的染色体，就称为常染色体（autosomes）。

性别由性染色体差异决定 很多高等植物和某些低等植物都是雌雄同花，同株或同体，它们的体细胞中所有染色体都成对，形态上也相同。它们一个个体中能同时形成雌雄两性配子，所以对它们来说，不是性别决定问题，而是性别分化问题。但是很多动物和某些植物是雌雄异体或异株，它们的体细胞中有一对染色体在雌雄个体中有差异，它们的性别不同就由染色体的差异决定。

例如人的体细胞中有46个染色体，可配23对，其中22对在男人和女人中是一样的，叫做常染色体，另外一对是性染色体，在女人中成对，叫做X染色体，而在男人中，X染色体只有一个，与另外一个很小的Y染色体成对（图7.7）。经过减数分裂形成生殖细胞时，男人可以产生两种精子，一

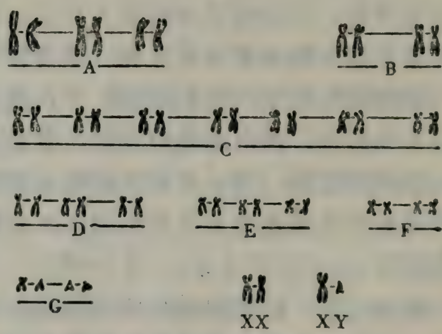


图7.7 正常人的染色体。每一染色体含有两染色单体，表明每一染色体已复制。根据染色体的相对长度和着丝粒的位置，把染色体顺序地排成23对。标有A—G的是22对常染色体，标有X和Y的是一对性染色体。

种是22＋X，一种是22＋Y，两种精子的数目相等；而女人只能产生一种卵，就是 22＋X。带有X的卵与带有X的精子结合得到XX合子，发育成为女人，带有X的卵与带有Y的精子结合，得到XY合子，发育成为男人。这种性决定形式可图解如下（图7.8）。

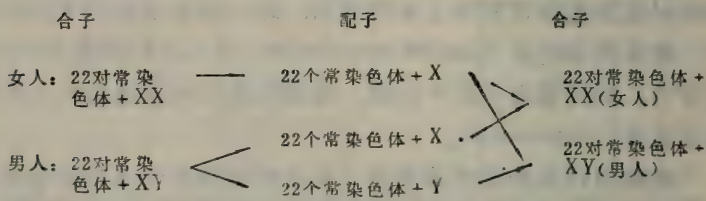


图7.8　人的性决定

这一型的性决定在生物界中较为普遍，很多雌雄异株植物，很多昆虫、某些鱼、某些两栖类、全体哺乳动物等的性决定都是属于这一型。

鳞翅目昆虫，某些两栖类，爬行类和鸟类的性别也由性染色体差异决定，但是情况刚好和人相反。例如拿鸡来讲，雄鸡有一对X染色体，雌鸡有一个X和一个Y。

在膜翅目昆虫（蜂和蚁等）中，受精卵发育为雌性，未受精卵发育为雄性，所以雌是双倍体，雄是单倍体。单倍体雄性的减数分裂稍有改变，从而形成的精子仍有完整的单倍染色体数。至于雌蜂发育为蜂皇还是发育为职蜂，看来是由于营养和其它环境条件的不同。

伴性遗传　既然很多生物有性染色体，那末如果基因在染色体上，有些基因就有可能在性染色体上。在性染色体上的基因所控制的性状在遗传方式上自然跟常染色体上的基因有所不同。性染色体上基因的遗传方式有一特点，就是跟性别相联系，这种遗传方式称为伴性遗传（sex-linked inheritance）。

人类中，有一种人患血友病（hemophilia），出血时血液凝结

得很慢。患者的血液里缺少一种凝血因子——抗血友病球蛋白，所以受伤流血时，血液不易凝结。在过去血友病患者常因微小的伤口而引起死亡，但现在因为对凝血机制的了解，外科手术的改正，患者男性几乎可以跟正常男人一样地生活，只要他们处处小心。图 7.9 是一个血友病患者的家系。

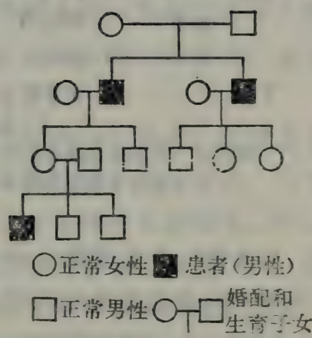


图7.9 一个血友病患者的家系，表示伴性遗传。

从血友病患者的家系中，我们可以看到几个特点：

① 有病的人（几乎）都是男性；

② 男性患者的子女都是正常的，所以代与代间有明显的不连续；

③ 男性患者的女儿虽然是正常的，但可生下有病的外孙来。

那么怎样来说明这种现象呢？如果假定血友病基因 h 在 X 染色体上，是隐性遗传的，而且 Y 染色体上沒有它的等位基因，这样就可把这个家系中病员分布的情况完满地说明了。

把 X 染色体上的血友病基因记作 X^h，这儿 X 代表 X 染色体，右上角 h 代表血友病基因。男人只有一个 X 染色体，如上面有血友病基因（X^hY），症状马上显示出来，而女人有两个 X，要都带有一个血友病基因（X^hX^h）才能显示出血友病来，所以特别是象血友病这样罕见的遗传病时，患者（几乎）都是男性。

至于男性患者的子女都是正常的，也容易说明。男性患者的基因型是 X^hY，而正常女人的基因型一般是 X^+X^+，这儿 X^+表示带有显性等位基因的 X。这两人结婚时，他们子女的基因型和表型如图7.10。

	血友病患者（男）		正常（女）
亲代	X^hY	×	X^+X^+
配子	X^h，Y	↓	X^+
	X^+X^h		X^+Y
子代	携带者（女儿）		正常（儿子）

图7.10 血友病患者与正常女人结婚时，子女的表型都正常，但女儿是血友病基因的携带者。

男人把一个X传给他的女儿，而把Y传给他的儿子，从而患病男人的女儿都是血友病基因的携带者（carriers），但表型正常，而他的儿子没有得到血友病基因，表型自然正常，所以男性患者的子女都不患血友病。

女人是携带者（X^+X^h），而男人正常时，生下的女儿的基因型有两种，X^+X^+和X^+X^h，都是正常的，儿子的基因型也有两种，一种是X^+Y，表型正常，另一种是X^hY，是血友病患者。可见男人血友病基因不传儿子，只传女儿，但女儿不显现血友病，却能生下患血友病的外孙，这样就在代与代间出现明显的不连续现象（图7.11）。

携带者（女）		正常（男）
X^+X^h	×	X^+Y
X^+，X^h	↓	X^+，Y

子女

女		男	
X^+X^+	X^+X^h	X^+Y	X^hY
正常	携带者	正常	血友病患者
1	：1：	1：	1

图7.11 女是杂合体，男是正常时，他们的子女中女孩都正常，但男孩中有$\frac{1}{2}$机会是血友病患者。

狗也有患血友病的，病因也是血液里缺少一种凝血因子——抗血友病球蛋白。遗传方式也和人一样。用狗做实验，进行各种

方式的杂交，证明我们对人的血友病的遗传方式的说明是正确的。

基因在染色体上的证明 伴性遗传现象可以用基因在X染色体上来说明，这只是一种说明而已。我们现在换一种说法，要用伴性遗传现象来证明基因确实在染色体上。

人类中还有一种比较常见的伴性遗传病——色盲，色盲患者不能辨别红色或绿色，患者多为男性，但也有少数是女性。这个性状的遗传方式跟血友病一样，只不过色盲性状比较常见，所以也有少数患者是女性。如把X染色体上的色盲基因记作X^c，那么男人只有一个X，如上面有色盲基因（X^cY），即显示色盲，而女人有两个X，要都带有一个色盲基因（X^cX^c）才显示为患者，这是女性患者较为少见的原因。

现在来看下面一个家系（图7.12）。

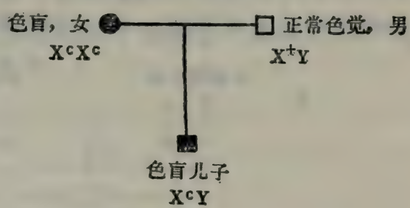


图7.12 一个血友病患者的家系

在这家系中，母亲是色盲患者，她的基因型应该是X^cX^c。她有一个儿子。这儿子的Y染色体只能来自父亲，所以X一定来自母亲。如母亲的两个X上都带有色盲基因，那么这个X上一定有色盲基因c，也就是说儿子一定是色盲患者。而事实确是如此，儿子从他母亲处得到一个X，同时也得到了X上的色盲基因，这就证明了基因在染色体上。

2. 基因在染色体上的排列

基因在染色体上，但一个生物有很多基因，而染色体数较少，这个矛盾使人们对基因在染色体上的学说，即遗传的染色体学说（chromosome theory of inheritance）发生怀疑。但以后发现了连锁与交换现象，不仅证明了一个染色体可以带有很多基因，而且证明了这些基因在染色体上是以直线方式排列的。

连锁与交换 不同对的基因相互独立遗传，这只有当它们位于不同染色体上时才是这样。如两个基因位于同一染色体上，它们有较多机会一起遗传，这种现象称为连锁（linkage）。

现在来看家鸡的两对相对性状的遗传情况：

① 爬行（Cp，短腿，行走时象爬行，纯合体在胚胎期死亡）对长腿（cp，腿长正常）是显性。

② 玫瑰冠（R，鸡冠形状的一种）对单冠（r）是显性。

纯质玫瑰冠长腿品系与单冠爬行品系杂交。子一代的玫瑰冠爬行鸡，用双隐性的单冠长腿品系进行测交。做了很多这样的交配，总共得到1069只玫瑰冠长腿鸡，1104只单冠爬行鸡，6只玫瑰冠爬行鸡，和4只单冠长腿鸡。如有关的两对基因自由组合，在测交试验中，4类子裔的数目应该相等。但是得到的结果是，亲代原有的类型比预期多得多，而亲代沒有的新类型比预期少，表明有关的两个基因位于同一染色体上，如下图所示：

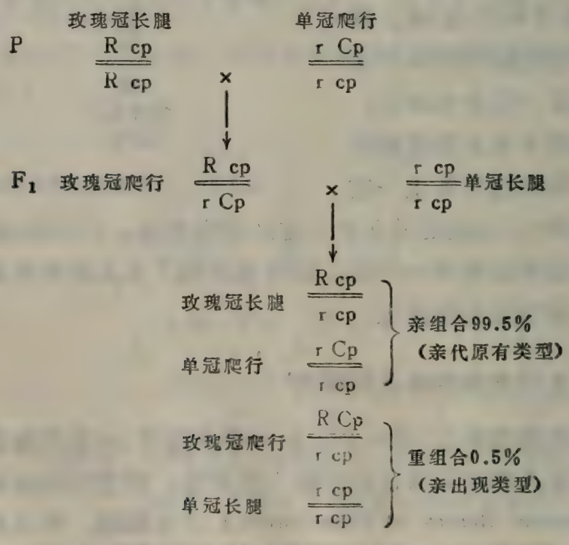
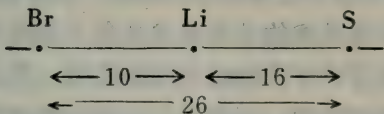


图7.13 玫瑰冠长腿鸡与单冠爬行鸡杂交，在子一代中取玫瑰冠爬行鸡与双隐性鸡交配。测交后代中，亲组合比重组合多得多，表示性状间的连锁。

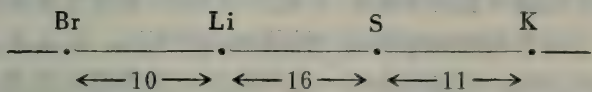
从图7.13可以看出，后面两种子裔的出现，只可能是由于杂种亲体$\left(\frac{R\ cp}{r\ Cp}\right)$中染色体的部分互换（exchange of parts）。这种互换在遗传学上就称为交换（crossing-over）。交换后出现的重组个体所占的比例就称为交换值（crossing-over value）。

基因在染色体上呈直线排列 如交换可以发生在染色体全长上，而且发生的地点是随机的，那么两个基因靠得近，交换的机会少；两个基因分得开，交换机会多。如果基因 a 和 b 间交换的频率是 c 和 d 间的两倍，那么一个合于情理的假设是，基因 a 和 b 在染色体上分开的距离是 c 和 d 的两倍。这样根据各个基因间交换值的大小，就可把基因顺序地排列起来。

在家鸡中，褐眼基因（Br）和浅色绒羽基因（Li）间的交换值是10%，褐眼基因和银羽基因（S）间的交换值是26%，而银羽基因与浅色绒羽基因间的交换值是16%，这样这 3 个基因在染色体上的排列只有一个可能，就是



另一迟出羽基因（K）与 S 的交换值是 11%，与 Li 的交换值是27%，从而这 4 个基因在染色体上的排列是



按照这样方式，就可绘制染色体的遗传图（genetic map），遗传图上的相对距离——图距用交换值来表示，不过去掉后面的%，例如 Br 与 Li 间的交换值是10%，图距即为10单位。如一个染色体上各个部位发生交换的机会大致上一样，那么遗传图上标明的图距与实际距离成正比。事实上不是这样简单；但基因的顺

序是正确的，而且距离也大致上成比例。

基因在染色体上呈线性排列，而基因间的距离可用交换值来度量，这样的概念是由摩尔根（T.H.Morgan）和他的学生们在1910到1916年间提出并发展的，以后在各种动植物和病毒中都证明是正确的。

3. 基因的作用与环境

基因与性状之间的关系远远不是“一对一”的，某一基因的存在，不一定总有某一性状的出现。等位基因间的显隐性关系就说明这方面的问题，由于显性基因的存在，隐性基因的作用就被掩盖了。环境条件的影响也可改变基因的表型效应（phenotypic effect），而且基因与基因间的相互关系也是多种多样的。

基因作用与环境的关系 性状是基因在一定环境下作用的结果。玉米中有些隐性基因（例如其中一对是aa）使叶内不能形成叶绿体，造成白化幼苗，它的显性等位基因A是叶绿体形成的必要条件。AA种子在不见光的暗处发芽，长成的幼苗也是白化；而在光照下发芽，则长成的幼苗就成绿色。由此可见，基因型相同的个体在不同条件下可发育成不同的表型。所以A基因不是决定叶绿体形成的必然性，而是决定叶绿体形成的可能性。这个可能性要在一定的条件之下才能实现，光线就是条件之一。具有A基因的个体，也就是说AA或Aa个体，非但有可能形成叶绿体，也有可能不形成叶绿体，只要不给光线，就能实现这后一种可能性。基因型不是决定着某一性状的必然实现，而是决定着一系列发育可能性，究竟其中哪一种可能性得到实现，要看环境而定。基因型决定着个体对这种或那种环境条件的反应。AA和Aa个体与aa个体的反应是不同的：前者在光照下反应为绿色，黑暗下反映为白色；后者则在光照下反应为白色，黑暗下反映也为白色。AA个体和Aa个体的反应相同，但基因型不同，这可以从它们后代的有无分离得知。

另外也可看到，AA 种子和 aa 种子由于基因型不同而在发育上有差异，但这种差异只有在一定的条件下，即光照下，才能表现；在另一种条件下，例如在黑暗处，它们就不表现出差异。这又是基因型不同而表型相同的一个例子。

但环境条件的作用与基因的作用有一重要区别。对一般生物来讲，几乎任何外部环境条件都可以在一定范围内任意变动，但个体的基因型却在其亲代配子受精时就决定。因此可以说，生物体的基因型是发育的内因，而环境条件是发育的外因。表型是发育的结果，是基因型在一定环境下作用的结果。

性状的多基因决定 孟德尔在《植物杂交试验》这篇论文中，把杂交中有关的遗传因子用符号 A，a 或 B，b 表示，并没有给以描述性的名称。以后遗传学家往往根据影响的性状来命名遗传因子，例如把影响豌豆子叶黄色或绿色的基因称为黄豌豆基因或绿豌豆基因，记作 Y 或 y，把控制鸡冠形状的基因称为玫瑰冠基因或单冠基因，记作 R 或 r。可是这样就给人以一种印象，好像豌豆植株中单是 Y 基因或 y 基因就可决定黄豌豆或绿豌豆的性状，家鸡中单是 R 基因或 r 基因就可决定鸡冠的形状，而事实远远不是如此。我们可以说，豌豆中黄子叶或绿子叶的性状，家鸡中玫瑰冠或单冠的性状跟个体的几乎全部的基因都有关系，只不过在 Y 和 y，或 R 和 r 这对基因有差异时，才显示出有关的性状差异来。

举一个具体的例子来看：玉米中 A_1 和 a_1 这对基因决定花青素的有无，A_2 和 a_2 这对基因也决定花青素的有无，C 和 c 这对基因决定糊粉层颜色的有无，R 和 r 这对基因决定糊粉层和植株颜色的有无，……。当 A_1，A_2，C 和 R 这 4 个显性基因都存在时，胚乳是红色，但如有另一显性基因 Pr 存在时，胚乳成为紫色，所以胚乳的紫色和红色由 Pr 和 pr 这对基因决定，但事实上至少 A_2，A_3，C 和 R 这 4 个显性基因都存在，否则即使有 Pr 存在，不要说不表示紫色，而且也不是红色，而是无色了。换言之，紫

色胚乳的植株的基因型必须是

$$A_1—A_3—C—R—Pr—$$

这儿 A_1— 代表 A_1A_1 和 A_1a_1，即一个基因是 A_1，另一基因可以是 A_1 或 a_1，余此类推。所以我们说 Pr 决定紫色，Pr 决定红色，这样说法是过分简单化说法。比较正确一些的说法应当是，"当其它基因都相同的情况下，两个个体间某一性状的差异由一对基因的差异决定"。

虽然性状由很多基因决定，可是我们在写某一个体的基因型时，非但不可能把所有基因全部写出，而且也沒有必要。在任何杂交试验中，只要写出与分离比有关的那些基因就可以了。仍用玉米胚乳颜色的例子：如果只研究紫色和红色，则只要把个体基因型分为 prPr，Prpr 和 prpr 三种就可以了，A_1，A_2，C，R，……等基因都不必写出。但是我们在这儿还要着重提一提，影响每一性状的基因数往往是很多很多的，但用某一性状来称谓基因，只是为了说明的方便。

基因的多效性 一个性状可以受到若干基因的影响，相反地，一个基因也可影响若干性状。上面谈到的豌豆的红花基因就不只与一个性状有关，这个基因（C）非但控制红花，而且还控制叶腋的红色斑点，种皮的褐色或灰色。它还控制其它性状，不过沒有上述 3 个性状这样明显而已。我们把单一基因的多方面表型效应，叫做基因的多效现象（pleiotropism）。基因的多效现象是极为普遍的，几乎所有的基因无不如此。

为什么会这样呢？这是因为生物体发育中各种生理生化过程都是相互联系、相互制约的。基因通过生理生化过程而影响性状，所以基因的作用也必然是相互联系和相互制约的，由此可见，一个基因必然影响若干性状，只不过程度不同罢了。从而我们可以说，每一基因影响很多性状，而每一性状又由很多基因控制。

显隐性关系的相对性 在上述的豌豆的 7 对相对性状中，显性现象都是完全的，杂合体（例如 Cc）与显性纯合体（例如CC）

在性状上几乎完全不能区别。但后来发现有些相对性状中，显性现象象是不完全的，或者显隐性关系可以随所依据的标准而改变。但这并不有损于孟德尔定律，而是进一步发展和扩充。

① 不完全显性　显性遗传时，杂合体 Aa 的表型跟显性纯合体 AA 一样，因为在杂合体中隐性基因的作用沒有表达出来。可是孟德尔也发现，豌豆的开花时间这个性状不表现完全的显隐性关系。他对开花时间曾进行了一些杂交试验，可惜沒有完成。在孟德尔以后，不同的遗传学家进行这方面的试验，发现开花时间受不同遗传因子的影响，其中一对等位基因是 A 和 a。根据 Rasmusson(1935)的报告，纯合体 AA 和 aa 的开花时间相差 5 天。把这两亲本杂交，得到杂合体 Aa，它们的开花时间大致在两亲之间。如果我们把 aa 植株的开花时间记作 O（早），那末不同基因型的开花时间是这样：

aa	0.0	早
Aa	3.7	中
AA	5.2	晚

把杂合体自花授粉，得下述比数

$$Aa \times Aa$$
$$\downarrow$$

基因型　1AA∶2Aa∶1aa

表　型　晚　中　早

虽然基因型的比数跟孟德尔的一对基因杂交中显性完全时的期待值一样，但表型比数不是通常的 3∶1，而是 1∶2∶1 了。因为一个基因对另一基因的显性不完全，所以 3 种不同基因型可以相互区别开来；换一种说法，3 种表型直接反映出 3 种不同的基因型。

所以等位基因间的显隐性关系，可以是完全的，也可以是不完全的，或其它的形式。

② 显隐性可随所依据的标准而更改　基因间的显隐性关系

有时要看所依据的性状而定。例如人类中有一种严重的血液病，叫做镰形细胞贫血症，在遗传上是由一对隐性基因 Hb^sHb^s 控制的。患者贫血很严重，发育不良，关节、腹部和肌肉疼痛，多在幼年期死亡。把这种病人的血球放在显微镜下观察，不使接触氧气，全部红血球都变成镰刀形，所以这种病叫做镰形细胞贫血症。杂合体的人 Hb^AHb^s 似乎是完全正常的，沒有上面提到的这些症状，不过把他们的血液放在显微镜下检验，不使接触氧气，红血球也有一部分成为镰刀形（图7.14）。从这个例子看来，所谓显隐性其实是相对的。由临床角度来看，纯合体 Hb^sHb^s 是镰形细胞贫血症的患者，而杂合体 Hb^AHb^S 和纯合体 Hb^AHb^A 的人都沒有临床症状，所以 Hb^S 对 Hb^A 是隐性。从红血球是否出现镰刀形来看，纯合体 Hb^SHb^S 和杂合体 Hb^AHb^s 的人的红血球在缺氧状态下，都出现镰刀形，所以 Hb^S 对 Hb^A 是显性。可是从红血球呈现镰刀形的数目来看，纯合体 Hb^SHb^S 的人的红血球在缺氧状态下，全部呈镰刀形，杂合体 Hb^AHb^S 的人的红血球在缺氧状态下，只有一部分红血球出现镰刀形，而正常的人 Hb^AHb^A 的红血球不出现镰刀形，所以 Hb^S 对 Hb^A 是不完全显性。这样看来，所谓显隐性关系是看所依据的标准而定，标准不同，显隐性关系也就改变了，只有分离现象才有普遍意义。



1　　　　2　　　　3

图7.14　人的红血细胞

1. 正常人（Hb^AHb^A）的红血细胞，都是正常的；
2. 杂合体（Hb^AHb^S）的红血细胞，一部分血细胞镰形化；
3. 镰形细胞贫血症患者（Hb^SHb^S）的红血细胞，表示完全镰形化。

复等位现象　上面所讲的总是一对等位基因，如红花基因与

白花基因，色盲基因与色觉正常基因，其实一个基因可以有很多等位形式（allelic forms）或相（phases），如a_1，a_2，……，a_n，但就每一个二倍体细胞来讲，最多只能有其中的两个，而且分离的原则也是一样的。像这样，一个基因存在很多等位形式，称为复等位现象（multiple allelism）。

ABO血型 在复等位基因方面，最值得注意的例子是人的ABO血型。

按照ABO血型，所有的人都可分为A型，B型，AB型和O型。ABO血型由3个复等位基因决定，这3个复等位基因是I^A，I^B，i，它们组成6种基因型。但因I^A与I^B在杂合体中都表达，而I^A和I^B对i都是显性，所以6种基因型只显现4种表型。

I^AI^A和$I^A i$在表型上相同，都是A型；

I^BI^B和$I^B i$在表型上相同，都是B型；

I^AI^B杂合体中，I^A和I^B都是显性(共显性)，表型是AB型；

ii的表型是O型。

ABO血型的抗原存在于红细胞表面，而体内有天然抗体。如A型的人的红血球上有抗原A，血清中有抗B抗体β；B型的人有抗原B，抗A抗体α；AB型的人有抗原A和B，沒有抗体，而O型的人沒有抗原，而有抗体α和β。

现在把4种表型和它们的基因型，结合抗原和抗体关系，列成表7.3。

因为ABO血型有天然抗体，所以输血时有重大关系。输全血时，最好输同一血型的血。如有必要，也可输以合适的其它血型的血（图7.15）。如O型的人的血除可输给同型的人以外，还可输给A型，B型和AB型的人。因为输入的血液的血浆中的抗体一部分被不相容的受血者的组织吸收，同时输入的血液被受血者的血浆所稀释，使供血者的抗体的浓度很大程度地降低，不足以引起明显的凝血反应，所以在决定输血后果上，血细胞的性质比

表7.3　ABO血型的表型和基因型以及它们的凝集反应

表　型（血型）	基因型	抗　原（在血细胞上）	抗　体（在血清中）	血　清	血　球
AB	$I^A I^B$	A, B	—	不能使任何一型的血细胞凝集	可被O、A及B型的血清凝集
A	$I^A I^A$ $I^A i$	A	β	可使B及AB型的血细胞凝集	可被O及B型的血清凝集
B	$I^B I^B$ $I^B i$	B	α	可使A及AB型的血细胞凝集	可被O及A型的血清凝集
O	$i\ i$	—	α, β	可使A、B及AB型的血细胞凝集	不能被任何一型的血清凝集

血清的性质更为重要。但是从上面的说明看来，供血者的抗体如存在的话，是不能完全忽视的，所以不同血型的人之间的输血，如可能的话，还是以避免为好。

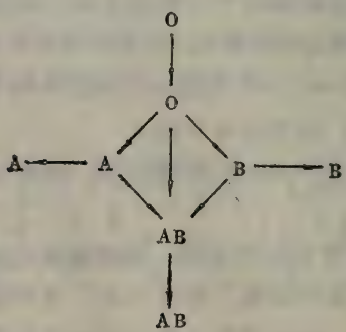


图7.15　ABO血型与输血（箭头方向表示可以输血）

从遗传上看，如A型男人与B型女人结婚，他们生了一个O型儿子，那末这三个人的基因型怎样？

O型儿子的基因型是ii，他的一个i来自父亲，另一个i来

自母亲，所以A型父亲的基因型应为 I^Ai，B型母亲的基因型应为 I^Bi。他们的血型的遗传方式如下：

父亲A型　　　　母亲B型

$$I^Ai \times I^Bi$$

$$\downarrow$$

ii O 型儿子

从这个例子看来，虽然子女的血型不像父母，倒确实是遗传的。

又如丈夫是AB 型，妻子是 O 型。问一个 O 型的孩子可以是这对夫妻的子女吗？

AB型丈夫的基因型是 I^AI^B，O型妻子的基因型是 ii，则他们子女的基因型或为 I^Ai，或为 I^Bi，也就是说，他们子女的血型是 A 型或 B 型。

丈夫AB型　　　　妻子O型

$$I^AI^B \times ii$$

$$\downarrow$$

$$I^Ai,\ I^Bi$$

子女　　A型　B型

根据血型的遗传方式，这对夫妇不可能有O 型子女。可见子女的血型跟亲代一样，不一定就能说是遗传的。

Rh 血型与母子间不相容在人中，Rh 血型是跟 ABO 平行的另一血型系统。胎儿的 Rh 血型跟母亲不同时，有时会出现不相容现象（incompatibility），胎儿或新生儿出现严重的溶血性贫血，医学上叫做新生儿溶血症（erythroblastosis fetalis）。有这种病孩的家庭，往往是第一胎正常，以后几胎在出生前后就发黄疸，须要给新生儿换上合适的血液，才能正常发育；而及时换过合适的血液以后，发育就完全正常。这种现象就与父母双亲的 Rh 血型有关。

起初知道Rh 血型是由一对等位基因 R 和 r 决定的，RR 和

Rr个体的红血球表面上有一种特殊的粘多糖。在中国人中间，Rh阴性个体比较少见，大多数人是Rh阳性。

新生儿溶血症病孩的母亲是rr，而父亲是RR或Rr。假使父亲是RR，那末每一胎小孩都是Rh阳性。但这并不妨碍母亲，对第一胎也沒有影响，因为抗体是在胎儿出生后形成的。在怀第二胎时，如胎儿仍为Rh阳性，则母亲血液中的抗体通过胎盘进入胎儿血液循环时，就可使胎儿的红血球破坏，造成胎儿死亡。但在有些情况下，胎儿可以活着产下来，可是新生儿全身浮肿，有重症黄疸和贫血，他们的肝、脾中有活动旺盛的造血巢，血液中有很多有核红血球，所以一般就称为新生儿溶血症。现在我们把上述的发病机制用图表示如下（图7.16）。

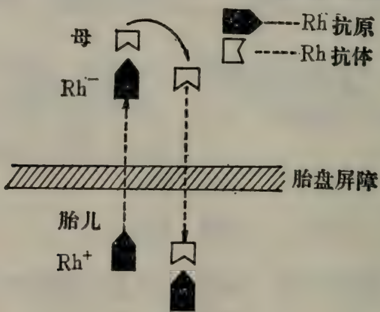


图7.16 新生儿溶血症的发病机制

如果出现了新生儿溶血症的病孩，就要用换血的方法来治疗。把胎儿的血液换上既无Rh抗体，又无Rh抗原的血。因此一定要换rr个体（而且不含Rh抗体）的血液，如果给病孩换RR或Rr个体的、带有Rh抗原的血液，那末因为病孩血液中有从母亲来的抗体，还会遭到破坏，仍旧不行。但rr个体很少，找到这种血液很不容易。

以前在这种病症的遗传学原因未搞清以前，医学上也用换血的方法治疗，但那时只能盲目换血，所用的血大多来自RR或Rr

个体，所以大都失败。现在搞清了遗传关系，治疗就很有把握了。

但是换血方法只是事后的补救，如何可以防患于未然呢？那就要对可能出生新生儿溶血症婴儿的母亲，在第一胎分娩后的48小时内，把抗 Rh 的 γ 球蛋白注射到母亲的肌肉中去。那就是给产妇以一种抗体，使她自己开始产生抗体以前，就把不亲和的 Rh 阳性红血球排除了。这样怀第二胎时，阳性胎儿可像第一胎时的阳性胎儿一样，不会发生新生儿溶血症了。

后来对 Rh 血型的研究不断深入，知道Rh血型原来是由 8 个以上的复等位基因决定的。患新生儿溶血症的婴儿的基因型大都是 Rr。

此外母子间在 ABO 血型上不同，如母亲为 O 型，胎儿为 A 型或B型，也可引起新生儿溶血症，但症状不像 Rh 引起的那样严重。

三、遗传物质的改变

应用前面讲过的一些遗传学基本定律，如分离和组合、连锁与交换，可在子代中得到亲代所不表现的新性状，或性状的新组合。但这些“新”性状，追溯起来并不是真正的新性状，都是它们祖先中原来有的。遗传物质的改变，才出现新的基因型，产生新的表型。

遗传物质的改变，称作突变（mutation）。突变可以分为两大类：1）基因突变，是基因结构的改变；2）染色体畸变，是染色体数目和结构的改变。突变的结果，使表型发生改变。

1. 基因突变

基因突变在生物界中是很普遍的，而且突变后所出现的性状跟环境条件间看不出对应关系。例如有角家畜中出现无角品种，

禾谷类中出现矮秆植株，有芒小麦中出现无芒小麦，大肠杆菌中出现不能合成某些氨基酸的菌株等，都看不出突变性状与环境间的对应关系。

突变在自然情况下产生的，称为自然突变或自发突变（spontaneous mutation）；由人们有意识地应用一些物理、化学因素诱发的，则称为诱发突变（induced mutation）。

突变体的表型特性 突变后出现的表型改变是多种多样的，根据突变对表型的最明显效应，可以分为：

① 可见突变（visible mutations） 突变的效应可在生物的表型上看出来。例如普通绵羊的四肢有一定的长度，但安康羊（Ancon sheep）的四肢很短，这是突变后引起的形态改变。

② 生化突变（biochemical mutations） 突变的效应导致一个特定的生化功能的丧失。例如链孢霉的生长本来不需要在培养基中另添氨基酸，而在突变后，一定要在培养基中添加某种氨基酸才能生长，这就发生了生化突变。

③ 致死突变（lethal mutations） 致死突变可分为显性致死或隐性致死。显性致死在杂合态即有致死效应，而隐性致死则要在纯合态时才有致死效应。一般以隐性致死突变较为常见，如上面讲过的镰形血球贫血症的基因就是隐性致死突变。又植物中常见的白化基因也是隐性致死的，因为不能形成叶绿素，最后植株死亡。当然，有时致死突变不一定伴有可见的表型改变。

上面这样的分类，只是为了叙述的方便，事实上相互之间是有交叉的。因为基因的作用是执行一种特定的生化过程，所以可以说，几乎所有的基因突变都是生化突变。

突变发生的时期 突变可在个体发育的任何时期发生。如某一动物的性腺中一个配子发生突变，那末这配子受精后，有一个个体是这突变基因的杂合体。如动物的受精卵在进行第一次核分裂时，一对子染色体中的一条发生一个突变，那末长成的个体中约有一半细胞有这突变基因。如果这个突变基因是显性，则个体

的一半显示不同的性状，就出现所谓嵌合体。一般地说，在个体发育过程中，突变的发生越迟，则生物体表现突变的部分越少。例如有一种猫，叫做金银眼猫，猫的一只眼睛的虹彩是黄褐色，另一只眼睛的虹彩是蓝色，这大概是在个体发育较后阶段发生突变的结果。

在植物里，一个芽在发育的极早时期发生突变，这芽长成枝条，上面着生的叶、花和果实跟其它枝条不同，这叫做枝变或芽变。芽变在园艺上占有重要地位，因为很多果树新品种就是由芽变得来。例如温州早桔来自温州密桔（*Citrus reticulata*）的芽变。一般芽变只限于某一性状，其它许多性状仍跟原来品种一样，所以不必经过选育，可以通过嫁接等无性繁殖，立即繁育成为新品种。

讲到微生物等，要区别体细胞和性细胞是不必要的。因为在这些生物中，整个个体可以从体细胞发育而成。例如链孢霉可从无性孢子或菌丝片段长成整个个体，所以无性世代发生的突变，以后也可通过有性世代而遗传下去。

突变率 突变率往往很低，这是指某一基因而言，但就总的来看，如黑腹果蝇（*Drosophila melanogaster*）每代有5—10%个体带有新产生的突变，金鱼草（*Antirrhinum*）每代有5—7%植株带有新发生的突变。不过突变率很难精确测定，因为有些突变对机体的影响很少，不易察觉出来。

不同基因的突变率不同。如玉米中（表7.4）蜡质基因Wx的突变率测不到，而糊粉层颜色基因R的突变率可高到每百万个配子中有492个突变。

检测的方法是这样：例如测紫色基因Pr→淡红色基因pr的突变率，用淡红玉米（pr/pr）作母本，紫玉米(Pr/Pr)作父本，授粉后所结的果穗上应当完全是紫玉米（Pr/pr）。但在647,102粒玉米中出现7粒淡红玉米，就是说父本的647,102粒花粉中有7粒花粉的Pr基因突变成pr，折算成百万配子中有11次突变。

表7.4　玉米中7个基因的突变率

基　　因	测定花粉数	观察到的突变数	每百万配子中的突　变　数
R（糊粉层颜色）	554,786	273	492
I（抑制色素形成）	265,391	23	106
Pr（紫色）	647,102	7	11
Su（非糖质）	1,678,736	4	2.4
Y（黄色种子）	1,745,280	4	2.2
Sh（非马齿形种子）	2,469,285	3	1.2
Wx（蜡质种子）	1,503,744	0	0

玉米和小鼠的突变率跟果蝇和人属于同一范围，但微生物的突变率明显地较低。突变率的降低或许跟生活史的缩短有关。象细菌这样单细胞生物中，突变率是以细胞分裂为基础来计算的，而在象果蝇和小鼠这样多细胞生物中，每一世代时间(generation time）包括很多次连续的细胞分裂，而在每一次细胞分裂中都可发生突变，突变率自然就要高些。

突变的诱发　自发突变率很低，但可用人工方法提高突变率。用X线，γ线，紫外线等物理因素处理，或用芥子气，乙酰亚胺等化学药剂处理，都可提高突变发生率。诱发突变的种类跟自发突变很相类似，因此诱发突变并不产生特别的类型，只不过增加突变频率而已。

诱变在育种上的应用　物理因素和化学因素可以诱发突变，使突变率大大提高，这样变异的来源就大为增多。通过人工选择再加上育种上的一些措施，可以培育出生产上需要的各种优良品种。

在微生物选种中，现在已广泛应用诱变因素，来培育优良菌种。例如青霉菌的产量最初是很低的，同时生产成本也很高。后来交替地用X线和紫外线照射，以及用芥子气和乙烯亚胺处理，再配合选择，结果得到的菌种，不仅产量大大地提高了，而且泥

在青霉素制品中的一种黄色素也不再分泌了。

在植物方面，应用诱变育种，已培育出许多优良品种。这个方法特别有利于改进高产品种的个别不良性状。例如用γ线处理籼稻种子，选出成熟提早15天的新品种，而丰产性状仍旧保存下来。又一般米粒的蛋白质含量不高，而且所含的蛋白质较多地分布在米粒的外层，在碾成白米时，多已丧失。现在用诱变方法，得到新的水稻品种，不仅提高了米粒中蛋白质的含量，而且蛋白质分布在整个米粒中，所以碾成白米后，米粒中蛋白质含量提高很多。

在家蚕中，应用辐射诱变也育出许多优良品种。

2. 染色体畸变

因为一个染色体上排列着很多基因，所以不仅染色体数目的变异可以引起表型的变化，而且染色体结构的改变，也可引起性状的变更。

染色体数目改变 各种生物的染色体数恒定，如水稻有24个染色体，配成12对，形成的正常配子都含有12个染色体。遗传学上把一个配子的染色体数，称为染色体组（genome，这术语也指一配子带有的全部基因，所以在不同场合也译作基因组），用n表示。一个染色体组由若干个染色体组成，它们的形态和功能各有区别，但又互相协调，共同控制生物的生长和发育，遗传和变异。每种生物都有一个基本的染色体组，如玉米$n=10$，黑腹果蝇$n=4$等。

知道了染色体组的含义以后，我们就可以导出整倍数改变和非整倍性改变的概念。凡是细胞核中含有一个完整染色体组的，就叫做单倍体（haploid），如蜜蜂（*Apis mellifera*）的雄蜂，$n=16$；含有两个染色体组的叫做二倍体（diploid），如人（*Homo sapiens*）$2n=46$；有三个染色体组的叫做三倍体（triploid），如三倍体西瓜，$3n=33$，依此类推。这类染色体数的变化是以染

色体组为单位的增减，所以称作倍数性改变，超过两个染色体组的，通称多倍体（polyploid）。另一类染色体数的变化是细胞核内的染色体数不是完整的倍数，通常以二倍体（2n）染色体数作为标准，在这基础上增减个别几个染色体，所以属于非整倍性改变。例如2n－1是单体（monosomic），2n＋1是三体（trisomic）。

现在将几种比较重要的染色体数目变异类型加以说明：

单倍体 只含有一个基因组，所以只存在单套的基因。单倍体可以是正常的或异常的。如一些低等植物的配子体和一些昆虫的雄体（如蜂类等膜翅目昆虫），都是正常的单倍体。

现在广泛地应用花粉培养法来获得单倍体植株。单倍体自发的或经人工处理，成为二倍体，这二倍体的一切基因都是纯合的，自交的后代不会分离。通常利用近交的方法来培育纯系，要经过很多代才能获得。如利用单倍体植株，再经加倍，则要快得多，而且全是纯合的，所以是一条很可利用的育种捷径。

多倍体 染色体数目可以加倍，从二倍体变成四倍体，这种情况在植物界中相当普遍。染色体加倍有自发产生的，也可人工诱发。诱发的最简单方法是应用一种化学药剂——秋水仙素。

秋水仙素的作用主要是抑制细胞分裂时纺锤体的形成，结果染色体仍留在一个细胞内，所以染色体数就加倍了。如这种细胞维持原状，继续繁殖，就形成多倍性的组织，如秋水仙素的作用继续存在，则这些细胞又可形成染色体倍数更高的细胞。从多倍性组织分化出来的性细胞，所产生的配子就是多倍性的。所以也可通过有性繁殖方法把多倍体繁殖下去。

四倍体的减数分裂还算正常，染色体一般仍然配对，只是染色体对数加了一倍，自花授粉后仍是四倍体。四倍体与二倍体杂交，得到三倍体。三倍体的个体发育一般正常，但到减数分裂时就不正常了。因为只有对应染色体才能配对，2条染色体配成1对，4条染色体配成2对，都不发生问题。在三倍体中，染色体是三套（3n），对应染色体都是3条，减数分裂配对时，这3条

染色体不能正常配对，结果减数分裂不正常，不能形成正常的配子。所以三倍体大多是不育的，不结种子。自然界也有三倍体，不结种子，只能靠无性繁殖。例如栽培的香蕉（3n=33），佐餐的黄花菜（*Hemerocallis fulva*，3n=33）等就沒有种子，只能依靠营养体来繁殖。

利用三倍体不育的原理，可以培育“无籽西瓜”。方法是这样的：普通西瓜是二倍体（2n=22），用秋水仙素处理西瓜幼苗，可得四倍体（4n=44）。四倍体西瓜是可育的，后代仍是四倍体，所以可以培育各种四倍体品系的西瓜。把四倍体作为母本，二倍体作为父本，在四倍体植株上就结出三倍体的种子。这种瓜籽长出来的西瓜植株都是三倍体，可以结西瓜，但瓜内沒有种子，因为三倍体不育。每年利用四倍体与二倍体杂交，每年可以得到三倍体瓜籽，每年可以种出无籽西瓜。

非整倍体　染色体数目增减一条或几条，染色体数目不是整倍数，所以叫做非整倍体（aneuploid）。

二倍体缺一条染色体是单体（2n－1）。大多数动植物的单体都不能生活，甚而象玉米和蕃茄那样，虽然单倍体能够生活，但单体却活不下去。缺少单条染色体的影响比缺少一套染色体的影响还要大，说明遗传物质平衡的重要性。

在有些二倍体植物中，偶而出现三体（2n+1）。三体也可从二倍体与三倍体的杂交中得到。例如曼陀罗（*Datura stramonium*）的三倍体植株用二倍体植株的花粉杂交，在所结的少量种子中，大约有53％的子裔是三体。这样三体植物的果形变异很大，可以分成12类，而曼陀罗的单倍数也正好是12，这表明每一条增加的染色体在形态上都有不同的作用。大多数其它植物中，不同的三体不易从外形上互相区分，不过这个增加的染色体往往使花粉和种子部份不育，这是所有三体植株的共通特性。

动物中也有非整倍体的例子。在果蝇中，X染色体（第1染色体）和Y染色体多一个或少一个会影响生育，V形染色体（第

2和第3染色体）多一个或少一个都是致死的；但点状染色体（第四染色体）多一个或少一个可以生活，而且能够繁殖，所以可以用它们来进行遗传学研究（图7.17）。



图7.17 D.*melanogaster* 的单体和三体：
左：第4染色体单体；
右：第4染色体三体。

在人中，性染色体的数目有了增减，性决定的机制要受到干扰，常常出现各种性别畸形。现在以比较常见的几种性别畸形为例，略加说明如下：

(a) Klinefelter 综合症　患者的外貌是男性，身长较一般男性为高，但睾丸发育不全，不能看到精子形成。用组织学方法检查，精细管玻璃样变性，尿中促性腺激素的排泄量上升，常出现女性似的乳房，智能一般较差。患者无生育能力。他们的体细胞染色体数是2n＝47，除可看到22对常染色体和1对X染色体外，还有1个Y染色体，所以性染色体组成是XXY，一般记作47，XXY。这是2n＋1。

(b) XYY个体　外貌男性，症状类似Klinefelter 患者。他们的智能稍差，但也有智能高于一般的。据说这种人有反社会行为，但尚无定论。他们有生育能力。他们的体细胞染色体数是2n＝47，除了可以看到22对常染色体外，还可看到1个X和2个Y。他们的核型一般记作47，XYY。这也是2n＋1。

(c) Turner 综合症　患者的外貌象女性，身长较一般女性为矮，第二性征发育不良，卵巢完全缺如，或仅存少量结缔组织。原发性闭经，无生育能力。婴儿时颈部皮肤松弛，长大后常有蹼颈（webbed neck），肘外翻，往往有先天性心脏病。智能低下，但也有智能正常的。她们的体细胞染色体数是2n＝45，包括22对常染色体和1个X染色体，所以性染色体组成是XO，她们的核型一般记作45，X。这是2n－1。

Turner综合症患者（XO个体）的发生率远比Klinefelter综合症患者（XXY个体）为低，这可能是由于2n－1个体的致死率较高的缘故。

在人的所有染色体中，除了性染色体的数目可以发生变化，引起性别畸形以外，有很多报告证明，在22对常染色体中，个别染色体的数目和形态变化，与某些先天性疾病有着因果关系。

我们这里只想说明先天愚型（Down's syndrome）。这是儿科方面不很少见的一种先天性疾病。患儿具有特殊的面貌，头颅前后径短，枕骨扁平，眼小，两眼外侧高而内侧低，鼻梁扁平且宽，口半张，舌常伸出口外，舌有龟裂，掌纹和指纹特殊，常为通贯手。发育迟缓，智力迟钝。

这病的原因以前一直不知道，有人怀疑可能与染色体畸变有关，使遗传的平衡破坏，但是由于细胞学技术的限制，未能有直接证明。直到1959年，Lejeune 等分析组织培养材料的染色体，无可辩驳地证明，多了一个小小的近端着丝粒染色体——第21号染色体，所以这种患者的体细胞染色体数是47个，是21三体，记作 47，XX 或 XY，＋21。

染色体结构改变 染色体的结构变异起因于染色体或它的亚单位——染色单体的断裂（breakage）。每一断裂产生两个断裂端，这些断裂端可以沿着下面三条途径中的一条发展：

① 它们保持原状，不愈合，沒有着丝粒的染色体片段（segment）最后丧失。

② 同一断裂的两个断裂端重新愈合或重建（restitution），回复到原来的染色体结构。

③ 某一断裂的一个或两个断裂端，可以跟另一断裂所产生的断裂端连接，引起非重建性愈合（nonrestitutional union）。

依据断裂的数目和位置，断裂端是否连接，以及连接的方式，可以产生各种染色体变异，主要的有下列四种（图7.18）：

① 缺失（deficiency）—染色体失去了片段；

② 重复（duplication）—染色体增加了片段；

③ 倒位（inversion）—染色体片段作180°的颠倒，造成染色体内的重新排列；

④ 易位（translocation）—非对应染色体间相互交换染色体片段，造成染色体间的重新排列。

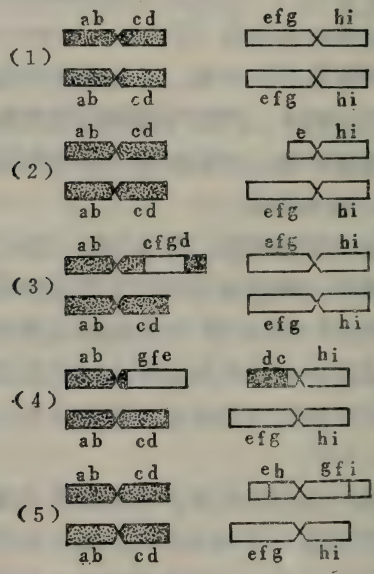


图7.18 染色体结构的变化：

(1) 正常的两对染色体，abcd表示一对染色体上直线分化的顺序，efghi表示另一对染色体上直线分化的顺序；

(2) 缺失，一条染色体缺失了fg一段；

(3) 重复，一条染色体增加了fg一段；

(4) 易位异质接合，两条非同源染色体间互换片段，还有两条没有互换。

(5) 倒位异质接合，一对同源染色体中，有一条染色体的直线分化顺序改变，由efghi变为ehgfi，另一条染色体没有改变。

染色体结构变异的发生机制 染色体在自然条件下，也会断裂，引起结构改变。用X线、γ线和其它射线，或某些化学药品处理，可以增加断裂和结构改变的频率。有人把洋葱磨碎，提取

液体，用来处理洋葱的细胞，可以引起染色体断裂。可以想象得到，染色体在自然条件下的断裂和改变，也可由体内代谢作用的产物所引起。

前面谈到过，各种射线和多种化学药剂可以提高基因的突变率，现在又知道，也可增加染色体的畸变率。突变和畸变频率的提高为动植物和微生物的育种工作提供了有力的工具，加速育种工作的进程，但是各种诱变剂（mutagens）往往同时又是致癌剂（carcinogens），对人类的遗传和生存都有潜在的危害性。所以我们最关心的是各种诱变剂，特别是化学诱变剂对人类的遗传损害和诱癌效应。但是不能用人做试验的，所以只有根据其它生物的诱变试验的结果来推断。这些推断究竟有多少可靠性，还有待于将来，不过，现在我们只好把它们作为一个指标，如发现一种化合物在细菌、果蝇或小鼠中是诱变的，我们就把它看作是人的潜在诱变剂，不去用它，或者采取防护措施，以免危及人体。

染色体结构改变与人类染色体病　当染色体的一个片段不见了，其中所含的基因也随之丧失了。缺失影响个体的生活力。如果缺失的部份太大，那个体通常是不能生活的。一般缺失纯合体的生活力比缺失杂合体的生活力更低，这是很容易理解的，因为在纯合体中，缺失基因所担负的重要机能都不能进行了。

在人中，染色体缺失通常也显示有害影响。例如第 5 染色体短臂缺失（$5p^-$）的儿童出现一系列症状，包括两眼距离较远，耳位低下，智力迟钝，生活力差等，患儿多在生命早期死亡。患儿最明显特征是哭声轻，音调高，很象猫叫，所以称为猫叫综合症（“cri-du-chat” syndrome）。

另外一个结构变异是易位，某个染色体的一个区段移接到非对应的另一染色体上。如果两个非对应染色体各有一个断裂，相互交换断下的片段，又重新连接起来，这种现象叫做相互易位（reciprocal translocation）（图7.19）。

相互易位的结果，形成两个衍生染色体，但染色体数不变。

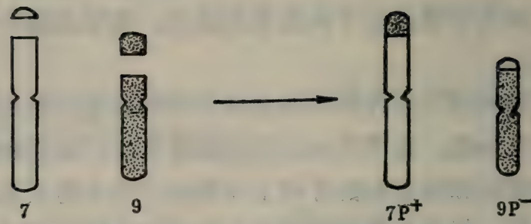


图7.19 相互易位的起源。这儿有关的染色体是第7和第9，各有一个断裂，都发生在短臂上，但形成的断片长度不等。断片互换并愈合后，形成两个衍生染色体，一个是7p⁺（第7染色体短臂长度增加），一个是9p⁻（第9染色体短臂长度缩短）。

易位的存在通常不引起表型的改变。例如有一个人，除有一正常染色体7和正常染色体9以外，还有相互易位后形成的一个衍生染色体7和一个衍生染色体9（图7.19），是一个7/9易位携带者。这人的遗传物质没有什么缺失和重复，可以说是平衡的，所以是表型正常的平衡易位携带者（balanced translocation carrier）。但是易位染色体以杂合态存在，影响减数分裂时染色体的正常分离，所以平衡易位携带者除产生平衡配子外，还产生不平衡配子（图7.20）。平衡配子与正常配子结合，形成正常子代个体和平衡易位携带者，而不平衡配子与正常配子结合，形成有重复的个体和有缺失的个体。带有重复的个体是第9染色体部分三体，遗传物质不平衡，出现染色体病，患者有多重畸形，智力严重缺损，而带有缺失的个体是第9染色体部分单体，未被发现，可能是致死的。图7.21是第9染色体部分三体患者的一个家系。

因为平衡易位携带者虽然表型正常，但有可能出生染色体病患儿，所以夫妇一方是平衡易位携带者时，最好进行产前诊断，在怀孕16周前后抽取羊水，对羊水中胎儿脱落细胞进行培养、检查胎儿的染色体组成，以防止有病儿童的出生。

最后还有一种染色体结构改变没有提到，那就是倒位。倒位

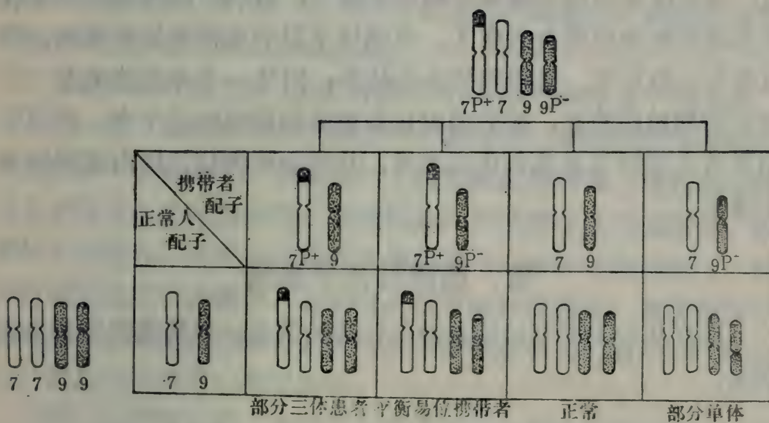


图7.20　表型正常的7/9易位杂合体可能形成的4型配子，以及这4型配子与正常配子结合所产生的子代4种类型。

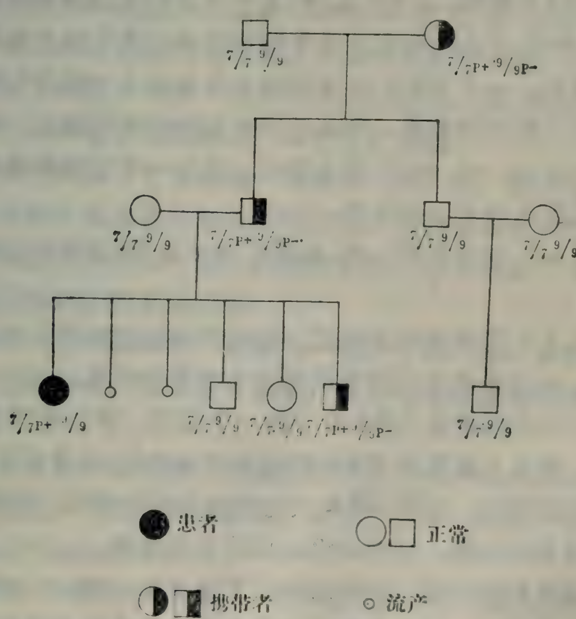


图7.21　一个痴呆病人的家系，病人是第9染色体部分三体。注明了家系中各成员的染色体结构和表型。

后，倒位区段内的基因排列顺序改变了，所以区段内基因与区段外基因间的交换值也改变了。但倒位不影响遗传物质的增减，所以表型一般正常。但在倒位杂合体中，因为一个染色体的某一区段的排列顺序改变，而它的对应染色体的排列顺序未变，所以影响减数分裂时这对染色体的配对，从而会使倒位区段内基因的重组降低。

四、遗传的分子基础

现在从分子水平讨论基因与性状的关系，以及基因怎样决定性状。

1. 基因与性状

DNA与基因 DNA 分子是一条很长的旋转着的双链。最短的 DNA 分子大约含有 3 千个核苷酸对，最长的大约含有 3 亿个核苷酸对。一个 DNA 分子可以看作是很多“区段”的集合，这些区段一般不相重叠，内部可以有不转录的间隔区，转录区的长度大约是500～6,000个核苷酸对。这样一个区段就是一个基因。

基因有两个主要作用：

（a）细胞分裂一次，基因复制一次，这样基因能够一代代传下去；

（b）基因决定蛋白质。蛋白质在活细胞内执行这种或那种功能，从而表现出我们看到的这个或那个性状。

因为基因就是 DNA 分子的一个区段，所以基因的两个主要作用，事实上也就是 DNA 的两个主要作用。关于 DNA 的复制，前面已介绍过，关于 DNA 决定蛋白质的特异性，将在简单地说明蛋白质的功能，结构和组成以后加以说明。

性状和蛋白质 生物的性状千变万化，可是经过仔细分析，都与蛋白质有关。一个细胞可以含有几千种或更多的不同种类的蛋白质分子，这些蛋白质各有一定的成分和结构，在细胞内或体内

执行不同的功能，引起一系列错综复杂的代谢变化，最后显示为各色各样的形态特征或生理性状。

蛋白质的种类很多，按照功能不同，大致可以分为下列几类：

① 酶　细胞每进行一项工作，都包括一系列错综复杂的化学变化，一个反应的产物是另一个反应的起始物质。这些化学反应几乎没有一个是自发的，那就是说，在试管中进行得很慢，或者根本不进行，可是在一种特殊蛋白质——酶——的存在下，这样的反应就进行得很快。它们跟反应中的分子结合，使反应可以更有效地或更迅速地进行。因为一个活细胞中进行着几千种反应，所以它应有同一数目的酶。

② 运载蛋白质　血红蛋白是脊椎动物血液中的一种蛋白质，它很容易与分子氧结合。它不是催化一种化学反应，而是帮助某一类特定物质的运输，所以是一种运载蛋白质（transport protein）。细胞膜上或膜内含有很多种类的运载蛋白质，它们把需要的物质运入细胞，而把不要的物质运出细胞。所有这些运载蛋白质都能认出特定种类的物质，并把它们运输。

③ 作为结构单位的蛋白质　细胞器（膜，核，染色体，线粒体，叶绿体等）是由较小的亚单位构成，这些亚单位大都是蛋白质分子。这些亚单位以一定方式配搭起来，从而决定了总的形状，使它们能够执行特定的功能。

④ 激素　高等动物中，身体的一部分可以产生一种特定蛋白质，释放到血液中，通过循环系统，调节其它细胞的活动，它们叫做激素。

同时这些动物的细胞膜上和细胞浆内有受体（receptors）。受体也是蛋白质，它们能识别激素，并与之结合，引起一系列生化反应，从而产生生理效应。

⑤ 抗体　在脊椎动物中，一种外来蛋白质，多糖或核酸进入血流，带到淋巴结和脾，就产生一种特定蛋白质——抗体。由于抗体的独特结构和组成，可以认出外来分子——抗原，并与之

结合。身体运用这个系统作为一种防御机制，来防止细菌、病毒等的侵入。因为一个动物从出生以后，不断接触入侵微生物等的外来大分子，所以血液中含有大量不同种类的抗体蛋白质。

蛋白质的结构和组成　所有蛋白质都是多聚体，构成的单位是氨基酸。氨基酸有20几种，有一个共通的结构：中央是碳原子，一旁是氨基（N端），另一旁是羧基（C端），但是连结中央碳原子上的基团 R可以很不相同（图7.22）。所以虽然氨基酸构成单独的一类，有着一些共同的特性，但是不同的氨基酸在化学上是可以明确地相互区别的。图7.23是20种标准氨基酸中的几个例子。

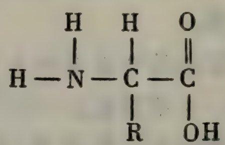
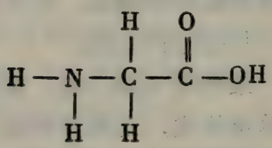
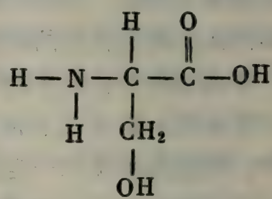


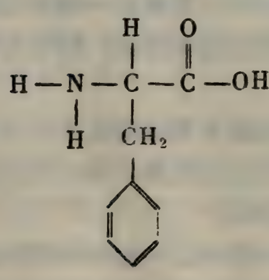
图7.22　氨基酸的通式。中央是碳原子，一旁是氨基，另一旁是羧基。R 代表不同的基团。



甘氨酸



丝氨酸



苯丙氨酸

图7.23　蛋白质中存在的20种氨基酸中的 3 种

氨基酸从N端到C端规则地连接起来，构成多肽。构成蛋白质的多肽，有的较短，只有10个左右的氨基酸，有的较长，可以多到2,000个左右。

20种氨基酸可以以各种顺序连接起来，每一种氨基酸在多肽链中可以重复出现。所以我们很容易想像，虽然所有蛋白质都由同样一些氨基酸连结起来的，但是可以构成的蛋白质的数目却是惊人的。

基因决定蛋白质 基因的作用是决定某种酶或其它蛋白质的合成，从而通过生理化学过程，出现某一性状。如果某一基因发生了突变，不能形成某种酶，或形成的酶的活性改变了，就出现生化突变型。例如链孢霉（*Neurospora crassa*）的野生型或原养型是能合成泛酸的，有关的基因突变后，不再能合成泛酸，这就是一种生化突变型。要这种生化突变型能够生长，也就是要这种泛酸依赖型能够生长，一定要在基本培养基（含有糖，N的来源，如硝酸铵、酒石酸铵，某些无机酸、无机盐，一种维生素、即生活素）上添加泛酸后才能生长，而未突变前的野生型是能在基本培养基上生长的。

人体中苯丙氨酸的代谢有几条路线（图7.24）某些苯丙氨酸构成人身体的蛋白质，某些苯丙氨酸转变为酪氨酸，最后成为黑色素。某些酪氨酸构成人身体的蛋白质，某些酪氨酸上的氨基为一个氧原子所代替，氧化成为对羟苯丙酮酸，于是通过尿黑酸，乙酰醋酸而逐步降解为 CO_2 和水。其中每一步都需要特定的酶，这些酶在正常人体中都能产生的。

但人类中有一种先天代谢病，叫做黑尿病（alcaptonuria）。这种病人看来没有什么不健康，不过他们的尿液在空气中放置一段时间会变黑，而正常人的尿液是不会变黑的。尿液中变黑的东西是尿黑酸，尿黑酸是无色的，但在空气中氧化后就变黑色。正常人的血液中有一种尿黑酸氧化酶（homogentisic acid oxidase），能把尿黑酸变成乙酰醋酸，最后分解成 CO_2 和水。黑尿症病人不

能形成尿黑酸氧化酶，因此尿黑酸不能进一步转变，就直接在尿液中排泄出来。

如果把黑尿症基因写作 a，那末黑尿症病人的基因型是 a a，正常人的基因型是 A A 或 A a，那就是说，一定要有 A 基因才能形成尿黑酸氧化酶，才能不患黑尿症。

白化病（albinism）也由于同样的原因。白化病患者不能形成黑色素或几乎不能形成黑色素。全白化的人皮肤很白，带粉红味，头发淡黄色，眼睛的虹彩粉红色，怕光，眼力也差些。上面已谈到，黑色素的前体是酪氨酸，酪氨酸经过酪氨酸酶（tyrosinase）的作用成为双羟苯丙氨酸，然后再通过酪氨酸酶系的作用，最后形成黑色素。

白化病患者不能显示出酪氨酸酶的作用。如果我们把决定酪氨酸酶的基因称为C，则正常人的基因型是 C C 或 C c，而白化病的人是 c c，因为白化病的人沒有C基因，就沒有酪氨酸酶，不能形成黑色素。

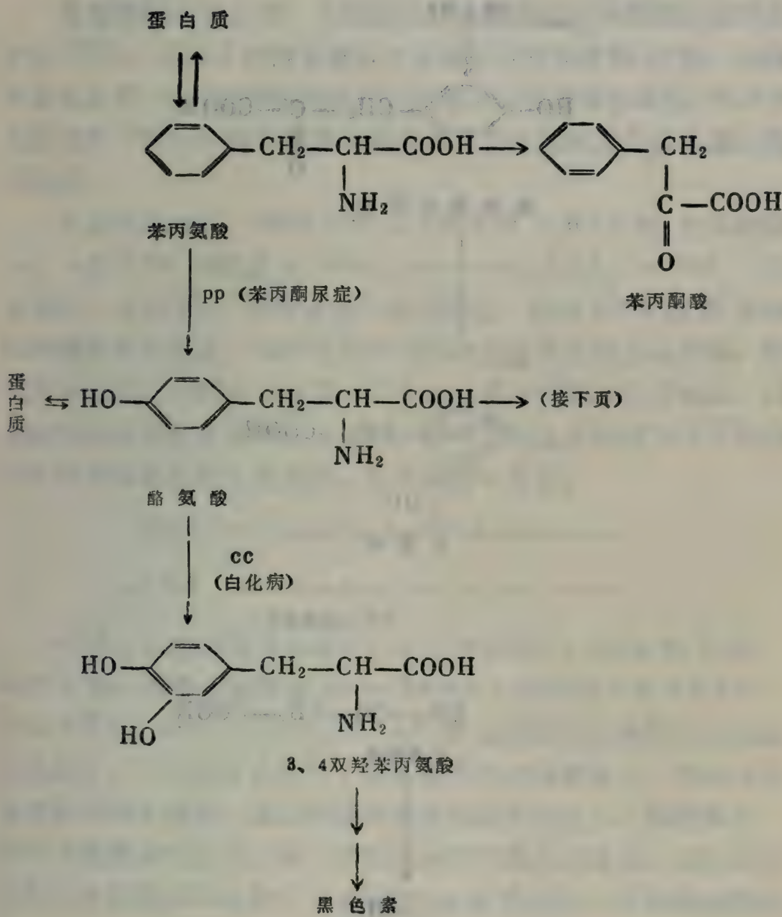
还有苯丙酮尿症（phenylketonuria）患者也是由于一个隐性基因引起。p p 个体不能形成苯丙氨酸羟化酶（phenylalanine hydroxydase），不能把苯丙氨酸转变为酪氨酸，所以血液中苯丙氨酸累积起来，进一步引起下列变化：

① 过量的苯丙氨酸损害中枢神经系统，影响智力发育；

② 苯丙氨酸不能变成酪氨酸，只能通过苯丙氨酸转氨酶的作用，变为苯丙酮酸，在小便中排出，所以叫做苯丙酮尿症；

③ 血液中苯丙氨酸过量，抑制酪氨酸代谢，抑制酪氨酸转变为黑色素，皮肤中的黑色素特别少，所以患者的肤色和发色很浅。

既然苯丙酮尿症是由苯丙氨酸过量引起的，那末可否从食物中除去苯丙氨酸呢？但是苯丙氨酸是构成蛋白质的一种原料，而人又不能合成苯丙氨酸，必须由食物供应。不过一般饮食中所供应的苯丙氨酸往往过量，所以如能在婴儿期及早诊断明确，控制



蛋 白 质
苯丙氨酸
苯丙酮酸
pp (苯丙酮尿症)
蛋白质
(接下页)
酪 氨 酸
cc
(白化病)
3、4双羟苯丙氨酸
黑 色 素

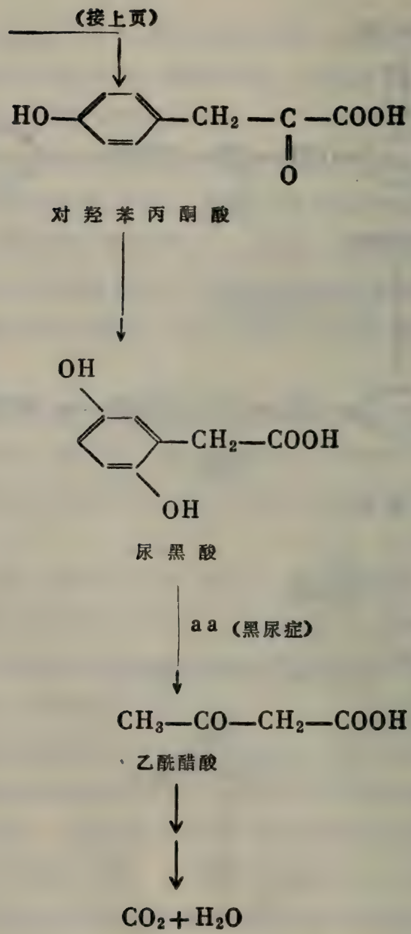


图7.24 苯丙氨酸的代谢途径：

箭头上的横线指出代谢受阻的地方；虚线箭头表示的反应在正常人中不重要，但在苯丙酮尿症患者成为重要了。

食物中的苯丙氨酸的分量，这样就不会过量，因而可以防止对中枢神经系统的损害。这是遗传病可以防治的一个例子。

蛋白质的生物合成 基因通过酶决定性状，但基因的主要成分是DNA，是由4种核苷酸以一定顺序排列起来形成的，而酶都是蛋白质，是由20种氨基酸以一定顺序连接起来构成的，所以这儿就出现DNA中核苷酸排列顺序如何决定蛋白质中氨基酸的顺序问题。

根据实验知道，DNA决定蛋白质是通过RNA的。在细胞核中有一类RNA叫做信使RNA（messenger RNA，mRNA），它是单链。它以DNA双链中的一条为样板，根据DNA的核苷酸排列顺序转录而成。但核苷酸的不同是在于所含碱基的不同，所以简单地说，mRNA是依据DNA的碱基排列顺序转录而成。转录的方式是按互补原则进行，所以mRNA的分子结构与DNA的分子结构间存在着互补关系，像下面所示那样：

DNA ……—A—T—T—G—C—G—……

mRNA ……—U—A—A—C—G—C—……

mRNA在细胞核中形成后，进入细胞质中。在细胞质中，mRNA的一端搭上核糖体（ribosomes），这时另一类RNA——转运RNA（transfer RNA，tRNA）就在腺核苷三磷酸和活化酶的协助下，分别把各自活化了的氨基酸带到核糖体上。然后这氨基酸跟tRNA脱开，通过肽键接在多肽的生长点上。核糖体是一种分子量很大的粒子，每一核糖体由两个亚单位组成，而且往往有好几个核糖体同时在一个mRNA上依次移动。核糖体在蛋白质合成上至少有两个重要的功能：

① 使tRNA能正确地阅读mRNA上的遗传信息；

② 提供tRNA的结合位置，使各种tRNA可以把各自携带的氨基酸逐个地转送和连接到伸长中的多肽链上，增加多肽合成的效率和速度。

当核糖体移到 mRNA 分子的另一端时，就从 mRNA 分子脱开，完成了的多肽就释放出来。这多肽本身可以是蛋白质的亚单位，也可以就是蛋白质。

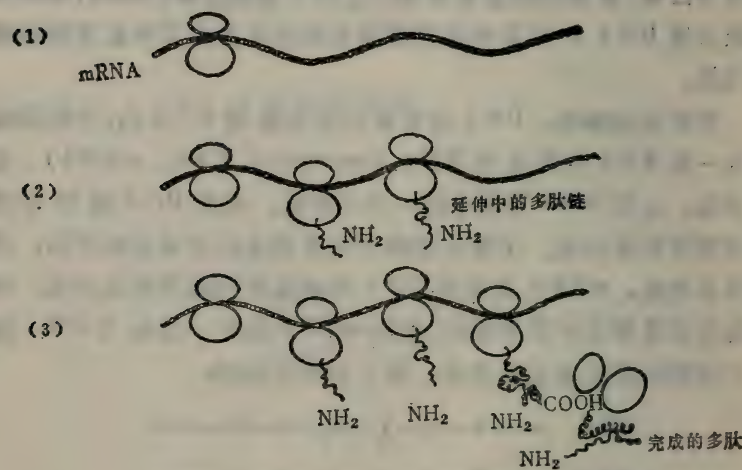


图7.25 一个核糖体附着到 mRNA 分子的一端(1)；当核糖体沿 mRNA 向另一端移动时，多肽链逐渐形成。另外的核糖体附着到 mRNA，并开始形成多肽（2）；当核糖体移到 mRNA 分子的另一端时，就从 mRNA 分开，完成的多肽释放出来，这过程重复着；一条 mRNA 上可以有很多核糖体（3）。

遗传密码 因为样板 DNA 的核苷酸顺序与 mRNA 的核苷酸顺序是互补的，所以 DNA 所储存的遗传信息可以正确无误地传递给 mRNA。但是 RNA 只有 4 种不同的碱基，而蛋白质的常见氨基酸有20种，那么怎样把 RNA 的遗传信息转译成 20 种氨基酸，决定氨基酸的排列次序从而决定蛋白质的专一性呢？要解决这一困难，只好假定每一种氨基酸不是由一个碱基决定。而是由几个碱基决定。根据最近的研究，知道三个碱基决定一个氨基酸，并且提出了20种氨基酸的密码（表7.5）。

表7.5 mRNA 上的遗传密码①

氨基酸的每个密码子都是核酰酸的三联体。为了方便，用 4 种碱基符号代表 4 种核酰酸，即用：U 代表尿核酰酸；C 代表胞核酰酸；A 代表腺核酰酸；G 代表鸟核酰酸。

第一位碱基	第二位碱基 U	第二位碱基 C	第二位碱基 A	第二位碱基 G	第三位碱基
U	苯丙氨酸	丝氨酸	酪氨酸	半胱氨酸	U
	苯丙氨酸	丝氨酸	酪氨酸	半胱氨酸	C
	亮氨酸	丝氨酸	无义	无义	A
	亮氨酸	丝氨酸	无义	色氨酸	G
C	亮氨酸	脯氨酸	组氨酸	精氨酸	U
	亮氨酸	脯氨酸	组氨酸	精氨酸	C
	亮氨酸	脯氨酸	谷氨酰胺	精氨酸	A
	亮氨酸	脯氨酸	谷氨酰胺	精氨酸	G
A	异亮氨酸	苏氨酸	天冬酰胺	丝氨酸	U
	异亮氨酸	苏氨酸	天冬酰胺	丝氨酸	C
	异亮氨酸	苏氨酸	赖氨酸	精氨酸	A
	甲硫氨酸和甲酰甲硫氨酸	苏氨酸	赖氨酸	精氨酸	G
G	缬氨酸	丙氨酸	天冬氨酸	甘氨酸	U
	缬氨酸	丙氨酸	天冬氨酸	甘氨酸	C
	缬氨酸	丙氨酸	谷氨酸	甘氨酸	A
	缬氨酸	丙氨酸	谷氨酸	甘氨酸	G

① 密码的读法：例如甲硫氨酸的第一位是 A，第二位是 U，第三位是 G，所以密码子是 AUG。

三个碱基作为一个密码子（codon），决定一个氨基酸，但4个碱基的各种可能组合数有 $4^3=64$ 个，对20个氨基酸是太多了，所以对一种氨基酸的密码子不一定只是一种。例如，虽然甲硫氨酸（AUG）和色氨酸（UGG）只有一种密码子，但大多数氨基酸都有两种以上的密码子，如天冬氨酸和天冬酰胺各有两种密码子。而精氨酸和亮氨酸各有6种密码子。对一种氨基酸有两种以上的密码子的情况，叫做兼并。此外像UAA,UAG,和UGA那样，是无义密码子，与这些密码子相对应的氨基酸是没有的，所以在这些密码子的地方，肽链合成停止，蛋白质合成终了。

可是我们还没有谈到mRNA上的遗传密码从什么地方起读，现在知道，转译时从AUG起读，所以这密码子充当多肽（从氨基端开始）的起始信号。但是表7.5中，AUG同时是甲硫氨酸和甲酰甲硫氨酸的密码子，那又是怎么一回事呢？从细菌的实验知道，位于mRNA的顺序起点的AUG代表甲酰甲硫氨酸。在合成多肽时，甲酰化的甲硫氨酸就充当多肽链的起点，随后在合成的过程中，或者把甲酰基分解掉，这样肽链的第一个氨基酸是甲硫氨酸，或者把氨基端的头一个或头几个氨基酸分解掉，这样肽链的第一个氨基酸可以是任何氨基酸。

中心法则和它的发展 根据上面几节的叙述，我们可以把DNA，RNA和蛋白质的关系概括为下列三点：

① DNA链上的核苷酸有一定顺序，这顺序就是遗传信息；

② DNA双链拆开，以每条单链为样板，按照核苷酸互补原则，合成新的互补链，这是DNA复制；

③ 以DNA的双链中的一条为样板，互补地合成mRNA，这是转录。然后以三个核苷酸决定一个氨基酸的方式，根据mRNA的核苷酸顺序合成多肽，这是转译。

以上几点就是中心法则（Central dogma）的内容。中心法则的要点是：遗传信息由DNA传向DNA，或由DNA传向RNA，

然后决定蛋白质的特导性；但遗传信息决不能由蛋白质传向蛋白质，或由蛋白质传向 DNA 或 RNA。中心法则可由图式(图 7.26)表示如下：

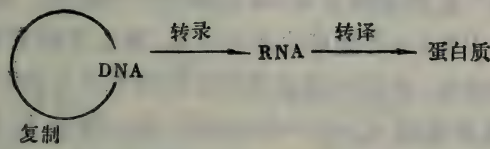


图7.26　中心法则示意图

但是近来对中心法则已有了新的发展。很多 RNA 病毒，如小儿麻痹症病毒，流行性感冒病毒，双链 RNA 噬菌体，以及大多数单链 RNA 噬菌体等，在感染宿主细胞后，它们的 RNA 在宿主细胞内进行复制。这种复制以导入的 RNA 为样板，而不是通过 DNA 的。

以 RNA 为样板合成 RNA，这仅是 RNA 病毒复制的方式之一。又知某些引起肿瘤的单链 RNA 病毒，如 Rous 肉瘤病毒(Rous sarcoma virus) 和 Rauscher 小鼠白血病病毒(Rauscher mouse leukemia virus) 等可以病毒 RNA 为样板，反向地合成 DNA，然后以这段病毒 DNA 为样板，互补地合成 RNA，这是 RNA 病毒复制的另一种方式。

根据上面的叙述，我们现在可以把中心法则加以修改，把 DNA，RNA 和蛋白质的关系画成图式（图7.27）

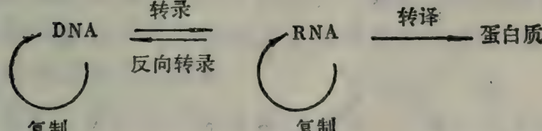


图7.27　修改后的中心法则示意图

遗传信息可由 RNA 传向 DNA，这在遗传信息的传递上开

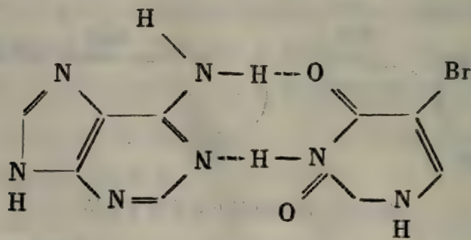
辟了一条新的途径，可以说是中心法则的一个重要新发展。

2. 突变的分子基础

突变机制 既然基因是DNA长链的一个区段，而且基因的专一性就在于DNA核苷酸顺序的专一性，那么基因突变必然是核苷酸顺序上的改变，这样的推论现在已得到很多实验结果的支持。

例如5-溴尿嘧啶（5-6romouracil）是一种诱变剂，它与胸腺嘧啶有类似的结构。把大肠杆菌培养在含有5-溴尿嘧啶的培养液中，菌体里一部分DNA中的胸腺嘧啶便为5-溴尿嘧啶所取代。一般，DNA中含有的5-溴尿嘧啶愈多，则群体中发生突变的细菌也愈多，而且已经发生了突变的细菌，以后在不含溴化物的培养液中多次培养，仍旧保持突变的性状。这些现象怎样解释呢？

我们知道，在正常的DNA分子中，胸腺嘧啶和腺嘌呤处在相对的位置上，5-溴尿嘧啶象所有天然碱基一样，能从一种结构转变为另一种结构。通常5-溴尿嘧啶（BU）在DNA分子中以酮式状态存在，这时它和胸腺嘧啶一样，也能与腺嘌呤配对，但由于"5"位上的溴的影响，5-溴尿嘧啶有时以烯醇式存在于DNA中。当DNA复制到这个碱基时，在它的相对位置上将出现一个鸟嘌呤（图7.28）。而在下一次DNA复制时，鸟嘌呤又按一般情况与胞嘧啶配对，这样原来的A—T碱基对就转变为G—C碱基对（图7.29），DNA分子中核苷酸排列顺序改变了，因而就有可能在某一形态特征或生理性状上显现出突变来。



腺嘌呤　　　　5-溴尿嘧啶酮式

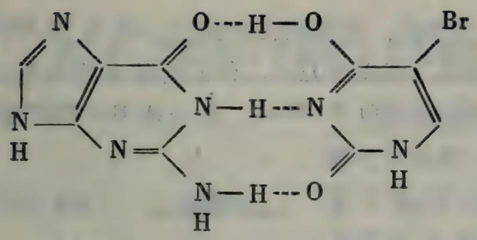


图7.28 5-溴尿嘧啶以酮式存在时，与腺嘌呤配对，但以烯醇式存在时，则与鸟嘌呤配对。

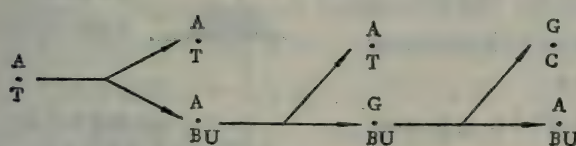


图7.29 5-溴尿嘧啶（BU）诱发突变的机理：诱发A—T转换为G—C。

复制时，碱基类似物的常见异构体（酮式）代替天然碱基（胸腺嘧啶），掺入 DNA。掺入后第一次复制时，这类似物有时以烯醇式存在，跟一不同的天然碱基（鸟嘌呤）配对，从而在下一次复制时，导致碱基对的替换（复制误差）。

不过由诱变剂引起的碱基对变化并不一定就意味着基因突变。因为碱基对发生变化后，还处于“前突变”状态，这时细胞内的修复酶系的作用往往能矫正碱基对排列的“错误”，大大地降低突变的出现率。正因为这个缘故，虽然在强烈的诱变剂下，突变率可能提高到自发突变率的几百倍甚至几千倍，但在自然条件下，突变率通常是很低的。

基因突变与血红蛋白的氨基酸顺序 上面已简单地说明，一个碱基的改变可能是突变的原因；现在以血红蛋白为例，说明蛋白质中一个氨基酸的改变是突变的结果。

人类中有一种血红蛋白病；叫做镰形细胞贫血症，这是由一

突变基因 Hb^s 控制的，在前面已谈到过。纯合体 Hb^sHb^s 的人的红血球在缺氧时，都成镰刀形，他们的红血球中有一种不正常血红蛋白，叫做血红蛋白 S(HbS)。杂合体 Hb^AHb^s 的人的红血球在缺氧时，一部分成为镰刀形，他们的红血球中有40%左右的异常血红蛋白HbS，还有60%左右是正常的成人血红蛋白 HbA，而正常人 Hb^AHb^A 的红血球不会呈现镰刀形，他们的红血球中的血红蛋白都是成人血红蛋白 HbA。

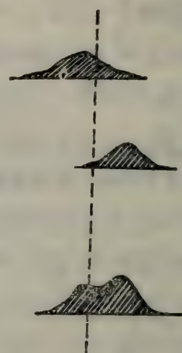


图7.30 血红蛋白的电泳：在pH6.9的磷酸缓冲液中，一氧化碳红血蛋白的电泳情况。正常血红蛋白向一极泳动，镰形细胞贫血患者的血红蛋白向另一极泳动，而杂合个体的血红蛋白正象两者的混合。

虚线供参考用。

HbA和HbS在电泳中迁移率不同，所以不同基因型的人(Hb^AHb^A，Hb^AHb^s，Hb^sH^s) 可通过电泳来鉴定(图7.30)。后来又发现一种异常血红蛋白，叫做血红蛋白 C (HbC)。现在知道决定 HbS 与决定 HbC 的基因是等位的。

每个成人血红蛋白分子有 4 条多肽链，每条多肽链各自搭上一个血色素基团。4 条多肽链中，两条 α 链，每条各有 141 个氨基酸，还有两条是 β 链，每条链各有 146 个氨基酸，所以每个血红蛋白分子由两个亚单位组成，共有 574 个氨基酸，记作 $\alpha_2\beta_2$。

Ingram 研究 HbA，HbS 和 HbC 的氨基酸组成，发现这三种血红蛋白的 β 链的某一段上有一个氨基酸不同，现在把 β 链 N 端（从氨基开始的一端）的几个氨基酸列出来，看哪个氨基酸被替换了（表7.6)。

下表表明，从N端算起，在部链的第 6 位上，HbA 含有的

表7.6 血红蛋白β链的8个氨基酸

血红蛋白	氨基酸残基的顺序							
	1	2	3	4	5	6	7	8
HbA	缬	组	亮	苏	脯	谷	谷	赖
HbS	缬	组	亮	苏	脯	缬	谷	赖
HbC	缬	组	亮	苏	脯	赖	谷	赖

氨基酸是谷氨酸，HbS 含有的氨基酸是缬氨酸，HbC 含有的氨基酸是赖氨酸。可见只要有一个氨基酸的替换，就可使血红蛋白的性质大大改变，能引起溶血性贫血这样严重的疾病。

那么怎样来解释这个现象呢？从 HbS 来看，是因为 β 链第6位上谷氨酸为缬氨酸所代替后，血红蛋白分子失去负电荷，在不跟 O_2 结合时，分子有规则地集合起来，形成 17nm 的长纤维。由于这种聚合体，使红血球变形，成为镰刀形，红血球寿命缩短，所以引起溶血性贫血。

现在，从遗传密码来看，这些有关的氨基酸是由哪些密码子决定的（表7.7）。

表7.7 氨基酸和它们的密码子

血红蛋白	有关的氨基酸	mRNA	DNA
HbA	谷氨酸	GAA(GAG)	CTT(CTC)
HbS	缬氨酸	GUA(GUG)	CAT(CAC)
HbC	赖氨酸	AAA(AAG)	TTT(TTC)

从表中可见，RNA 中 A 为 U 代替以后，蛋白质中谷氨酸便为缬氨酸所代替了。RNA 中 G 为 A 代替以后，蛋白质中谷氨酸便为赖氨酸代替。

因为 mRNA 的碱基排列是由 DNA 所决定，所以可以说，基因内一个碱基改变时，蛋白质中某一氨基酸即为另一氨基酸代

替，这样就发生了突变，就出现了血红蛋白病。

3. 基因作用的调节

知道基因决定 mRNA 的核苷酸顺序，转而决定蛋白质的氨基酸顺序以后，我们还要考虑这样一个问题，是不是细胞內所有的基因随时都在产生它们相应的 mRNA 和相应的蛋白质？从生物学事实看来，显然不是这样。我们可以想象，同一生物体中，不同的器官虽然都有相同的基因，但是在某一情况下，一定只有某些基因在起作用，某些基因是不起作用的。那么基因的作用是怎样调节的呢？

原核类的基因活性调节 在研究大肠杆菌中某些诱导酶的合成中，Jacob 和 Monod 最初提出操纵子学说（operon theory）。这些作者提议，根据基因在决定蛋白质合成中的作用，通常可以把基因分为两大类：1）结构基因（structural gene），它们决定蛋白质的氨基酸顺序；2）调节基因（regulator gene），它们控制在某一细胞的內环境下合成特定蛋白质的速率。他们又认为，决定代谢机能有关的蛋白质氨基酸顺序的若干结构基因常常位于染色体的邻接位置上。这些基因是否在机能上有活性（就是形成 mRNA），或者被抑制（就是不形成 mRNA），由位于邻接于结构基因一端的，叫做操纵基因（operator）的状态决定的。在单一操纵基因控制下的这样一群邻接的结构基因，称为操纵子（operon）。以后又认识到，在形成 mRNA 时，RNA 多聚酶先结合到启动基因（promoter），启动基因位于调节基因与操纵基因之间。RNA 多聚酶结合到启动基因后，相连的若干结构基因就作为一个转录单位，形成 mRNA。这个学说认为，调节基因的产物——阻遏物（sepresson）控制操纵基因的状态，从而影响邻近的结构基因的活性。

举个例子来说，大肠杆菌能利用乳糖作为唯一碳源，乳糖能够进入细菌细胞，并能被分解为乳糖和半乳糖。能够执行这些功

能的酶是由乳糖操纵子（lactose operon）中三个结构基因决定的。这三个结构基因是 lac Z 决定半乳糖苷酶（galactosidase），催化乳糖水解为葡萄糖和半乳糖；lacY 决定半乳糖苷透膜酶（galactoside permease），这是一种腹结合蛋白质（membrane—bound protein），能促进乳糖进入细胞，加速乳糖的利用率；还有一个是 lacA，产生乙酰转移酶（transacetylase）这种蛋白质对乳糖代谢似乎并不必需，它的功能不清楚。

一般大肠杆菌虽然能利用乳糖，但不是任何时候都产生这三种酶的，它们只在培养基中有乳糖存在时才产生这三种酶。因为要有诱导物——乳糖存在时，才产生这三种酶，所以这些酶就被称为诱导酶。那么怎样做到这一点呢？这是因为沒有乳糖存在时，在调节基因的作用下，产生一种阻遏物，阻遏物便和结构基因紧密连接的操纵基因发生作用，干扰 RNA 多聚酶与启动基因的结合，从而结构基因形成 mRNA 的转录过程停止进行，使乳糖代谢所必需的这三种酶停止合成（图7.31a）。

培养基中有乳糖存在时，乳糖进入细菌细胞。乳糖进入细胞后，作为诱导物（inducer），与阻遏物结合，使阻遏物的构形改变，失去原有作用，操纵基因开放，RNA 多聚酶结合到启动基因上，结构基因产生 mRNA 的转录过程和蛋白质合成正常地进行（图7.31b），所产生的三种酶于是作用在乳糖上。乳糖被分解后，阻遏物又发生作用，酶的产生便又停止进行。这就是酶的产生的调节过程。

高等生物的基因活性调节 操纵子学说很好地说明了若干细菌系统中观察到的事实，但是在高等生物中，我们还不能说，同样的控制系统在起着作用。高等生物的染色体 DNA 与蛋白质结合在一起，蛋白质又有组蛋白和非组蛋白之分，是很复杂的。但是 1）组蛋白的种类比较少；2）它们的组成在不同的生物间很相似，而且 3）在发育的所有阶段中含量差不多，所以组蛋白不可能在控制基因活性上起着重要的作用。非组蛋白的情况就不一

样，它们一般较为酸性，含有的天冬氨酸和谷氨酸较多，所以是酸性核蛋白(acidic nuclear proteins)。酸性核蛋白的种类很多，它们的含量和成份在不同的细胞类型中不同。在代谢旺盛的组织中，合成迅速，周转率(rate of turnover)很高。如果非组蛋白对基因活性的调节有作用，这样的情况自然是在预期之中的。

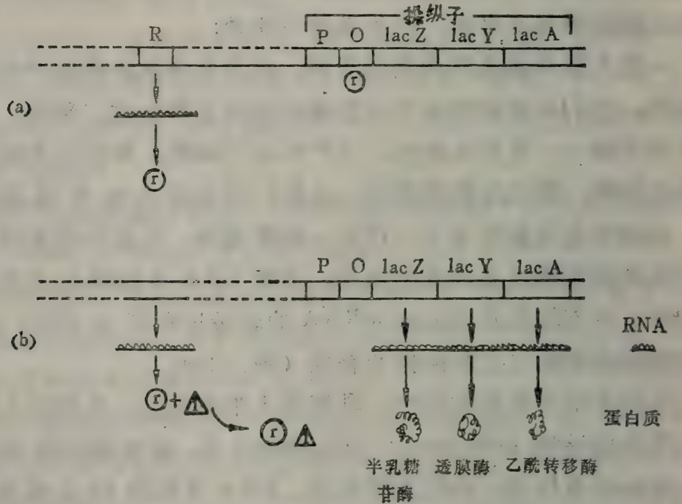


图7.31 乳糖操纵子和它的调节基因。操纵基因(O)，启动基因(P)和邻接的三个结构基因 (lacZ, lacY, lacA)在一起，构成一个乳糖操纵子。调节基因 (R) 不相连接。

(a) 诱导物 (i) 不存在时，调节基因产生的阻遏物 (r) 跟操纵基因结合，RNA多聚酶与启动基因的结合受到干扰，结构基因停止转录。

(b) 诱导物 (i) 存在时，诱导物跟阻遏物 (r) 结合，操纵基因开放，RNA多聚酶结合到启动基因上，三个结构基因作为一个单位转录，乳糖代谢所需要的三种酶合成。

根据对非组蛋白蛋白质 (non-histone proteins) 的各种研究结果，Stein 等提出一个假想的调节顺序（图7.32)。

甾体激素（例如睾酮）进入真核类细胞。激素（H）附着到特定的细胞质受体 (cytoplasmie receptor, R)，R 经过进一步

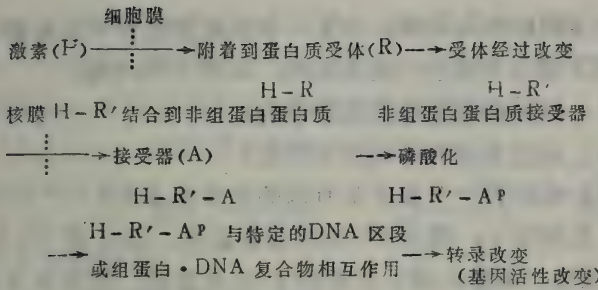


图7.32 真核类生物中的一个可能调节顺序，有激素，非组蛋白蛋白质，和组蛋白参与。

加工，成为 R′型，使 H－R′ 复合体通过核膜。在核中，H－R′ 结合到非组蛋白蛋白质接受器 (acceptor)，然后在一特定的磷酸化激酶 (phosphorylating kinase) 的作用下，接上磷酸基团。某些证据表明，负电荷的磷酸化非组蛋白蛋白质可以和正电荷的碱性组蛋白结合，从 DNA 除去组蛋白，从而使转录可以进行。某些磷酸化非组蛋白可能作为 RNA 多聚酶的一个组成部分起作用，使多聚酶能认出启动基因 (promoter)，从而把某一段的DNA转录。这样的假设虽然很吸引人，但是还有很多细节有待于证明和充实，我们这里所以加以介绍，不过作为思考和讨论的基础罢了。

复习思考题

1. 在番茄中，红果色(R)对黄果色(r)是显性，问下列杂交可以产生哪些基因型，哪些表型，它们的比例如何？

(1) RR×rr　　(2) Rr×rr　　(3) Rr×Rr

(4) Rr×RR　　(5) rr×rr

2. 下面是紫茉莉的几组杂交，基因型和表型已写明。问它们产生哪些配子？杂种后代的基因型和表型怎样？

(1) Rr×RR　　(2) rr×Rr　　(3) Rr×Rr

粉红 红色　　白色 粉红　　粉红 粉红

3. 有一种软骨发育不全的遗传病，以简单的孟德尔方式遗

传，两个这种病的人结婚，有了一个患软骨发育不全的孩子，而后来又有了第二个孩子，是正常的。回答下列问题：

（1）这种病是显性还是隐性的？

（2）这对夫妻的基因型是什么？

（3）他们再一个孩子是有病的机率是多大？

4．在豌豆中，蔓茎(T)对矮茎是显性，绿豆荚(G)对黄豆荚(g)是显性，圆种子(R)对皺种子(r)是显性。现在有下列两种组合，问它们后代的表型如何？

(1) TTGgRr×ttGgrr；　　(2) TtGgrr×ttGgrr。

5．在南瓜中，果实的白色(W)对黄色(w)是显性，果实盘状对球状(d)是显性，这两对基因是自由组合的。问下列杂交可以产生哪些基因型，哪些表型，它们的比例如何？

(a) WWDD×wwdd　　(b) WwDd×wwdd

(c) Wwdd×wwDd　　(d) Wwdd×WwDd

6．果蝇的长翅(A)对残翅(a)是显性，灰身(B)对黑檀体(b)是显性。已知道这两对基因是独立分配的，写出下列杂交亲代的基因型：

亲代表型	F_1代数目			
	灰、长	灰、残	黑、长	黑、残
灰、长×灰、长	89	31	29	11
灰、残×黑、残	0	20	0	21
黑、长×黑、长	0	0	27	9
灰、长×灰、残	75	74	25	25
灰、长×黑、残	40	39	41	39

7．有一视觉正常的女子，她的父亲是色盲，这个女人与一色盲的男人结婚。男人的兄弟视觉正常。

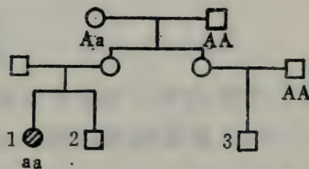
（1）色盲男人母亲的基因型是什么？

（2）这对配偶所生的男孩子是色盲的机率多大？

（3）这对配偶所生的女孩子是色盲的机率多大？

（4）所有子女中可预期有多大比例是视觉正常的?

8　下面是一雌性白化（隐性纯合aa，图中1号以阴影表示）老鼠的家系。对某些个体已给出它们的基因型：

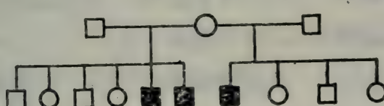


（1）1×2，后代产生白化个体的机率是多大?

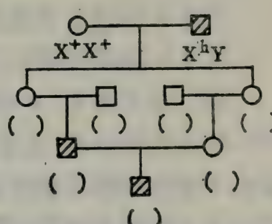
（2）1×3，后代产生白化个体的机率是多大?

（3）老鼠的性别：○代表雌鼠XX，□代表雄鼠XY

9　下面是患有肌营养不良个体的一个家系，是一个女人和两个不同的男人在两次分别的婚姻中产生的。你认为哪种遗传方式最有可能。请写出家系中各成员的基因型。



10　下面是一个患血友病的家系。请填出空白处个体的基因型。并预期下面这对表兄妹的近亲婚配中，如果再生一个孩子患血友病的危险性有多大?



11　在番茄中，圆形(A)对长形(a)是显性，单一花序(B)对复状花序(b)是显性。这两对基因是连锁的，现有一杂交：

$$\frac{Ab}{aB}\times\frac{ab}{ab}$$

得到下面4种植株：

圆形、单一花序(AB)　23

长形，单一花序(aB)　83

圆形，复状花序(Ab)　85

长形，复状花序(ab)　19

问 A—B 间的交换值是多少？

12. 根据上一题得的 A—B 间的交换值，你预期

$$\frac{Ab}{aB} \times \frac{Ab}{aB}$$

杂交结果，下一代 4 种表型的比例如何？

13. 在果蝇中，有一品系对三个常染色体隐性基因 a、b、c 是纯合的，但不一定在同一染色体上，另一品系对显性野生型等位基因 A、B、C 是纯合体，把这两品系交配，用 F_1 雌蝇与隐性纯合雄蝇亲本杂交，观察到下列结果：

表型	数目
abc	211
ABC	209
aBc	212
AbC	208

（1）问这三个基因中哪两个是连锁的？

（2）连锁基因间交换值是多少？

14. 在玉米中，有色糊粉层(R)对无色(r)是显性，绿色植株(Y)对黄色植株(y)是显性，下面是两种杂合体植株与纯合的隐性植株（无色胚乳，黄色植株 rryy）测交，所得子代结果如下：

表型	植株 I 的子代数	植株 II 的子代数
有色胚乳，绿株	88	23
有色胚乳，黄株	12	170
无色胚乳，绿株	8	190
无色胚乳，黄株	92	17

问：（1）杂合植株 I 和 II 的基因型是什么？

（2）分别求算重组值。

（3）植株 I × 植株 II，预期子代中无色胚乳，黄植株的比例是多少？

15. 从基因与性状之间的关系，怎样正确理解遗传学上内因与外因的关系？

16. 在血型遗传中，现把双亲的基因型写出来，问他们子女的基因型应该如何？

（1）$I^Ai \times I^Bi$　　（2）$I^AI^B \times I^Bi$　　（3）$I^Bi \times I^Bi$

17. 如果父亲的血型是 B 型，母亲是 O 型，有一个孩子是O型，问第二个孩子是 O 型的机会是多少？是 B 型的机会 是多少？是 A 型或 AB 型的机会是多少？

18. 下列五个母亲，1—5，具有已知的表型，每个生了一个孩子，表型也列出。从已知基因型的五个男性中选作每个孩子的父亲。

五个男人的基因型：①$I^AiL^ML^Nrr$　②$I^BiL^ML^NRR$　③iiL^NL^Nrr　④iiL^ML^Mrr　⑤$I^AI^AL^ML^NRR$

母亲表型	孩子表型	父亲基因型
$AMRh^+$	$OMRh^+$	
$BNrh^-$	$ONrh^-$	
$OMrh^-$	$AMNRh^+$	
$ANRh^+$	$AMNRh^+$	
$AMNrh^-$	$AMrh^-$	

19. 正常的马铃薯染色体是2n＝48，它的单倍体 n＝24。单倍体减数分裂时配成12对，问：马铃薯是同源四倍体还是异源四倍体？

20. 用图解说明无籽西瓜制种原理。无籽西瓜为什么沒有种子？是否绝对沒有种子？

21. 假设某植物的两个品系都有 4 对染色体：

甲种品系：

A‖A	F‖F	K‖K	P‖P
B‖B	G‖G	L‖L	Q‖Q
C‖C	H‖H	M‖M	R‖R
D‖D	I‖I	N‖N	S‖S
E‖E	J‖J	O‖O	T‖T

乙种品系：	A‖A	F‖F	K‖K	P‖P
	D‖D	G‖G	L‖L	Q‖Q
	C‖C	M‖M	H‖H	R‖R
	B‖B	N‖N	I‖I	S‖S
	E‖E	O‖O	J‖J	T‖T

使甲品系与乙品系杂交，产生 F_1 代，问：F_1 代减数分裂时染色体是如何配对的？

22．玉米的绿苗基因(R)对白苗(r)是显性，如果作杂交：

rr♀ × RR♂，后代全部是绿苗。有人作了一个实验：

白苗　绿苗

用X光处理过的绿苗花粉授给白苗，后代724株中出现了2株白苗，说明可能引起这样结果的原因。

23．有人得到一株玉米易位杂合体，株高正常，是半不育的曾用一个正常的矮生品系(br br 纯系）与它杂交，再用同一矮生品系与 F_1 群体内的半不育植株测交，测交子代群体的表型如下：

株高正常，半可育	230株
株高正常，完全可育	27株
矮生，完全可育	230株
矮生，半不育	23株

矮生基因(br)本来是在第I染色体上，试解答以下各问题

（1）杂交和测交结果是否证明易位涉及第I染色体？

（2）易位点(T)距离 br 基因多远？

（3）如果易位不曾涉及第I染色体，则测交子代应该怎样的表型比？

24．有一简单的4核苷酸链，碱基顺序是 A—T—C—G。

（1）你能识别这条链是 DNA 还是 RNA 吗？

（2）如以这条链为模板，形成一条互补的 DNA 链，它的碱基顺序怎样？

（3）如以这条链为模板，形成一条互补的 RNA 链，它的碱基顺序怎样？

25. 从经典遗传学到分子遗传学，基因的概念有什么发展？

26. DNA，RNA 和蛋白质三者关系怎样？细胞中的蛋白质合成的程序是怎样的？

27. 简述大肠杆菌乳糖操纵子和它的调节基因的作用机理。

第八讲　动物的行为

张宗炳

动物与植物的不同点之一就在于动物有运动的能力，这也是它之所以被称为动物的原因。植物不是完全不能动（某些低等植物也有运动能力），但一般植物都只具有生长运动。但是这种运动是极其缓慢的，一般是不可逆的。动物的运动是迅速的、一般是可逆性的，它们都是对环境的反应。从低等动物到高等动物的进化中，可以看到运动能力的增强。

因为动物有运动，有对环境反应的能力，因此说它们有行为。行为的定义就是具有适应意义的运动。植物不是沒有行为，但是由于它们的运动能力简单，以及沒有神经系统及感觉器官，它们只有简单的行为（如趋性与向性）。行为乃是具有适应意义的运动，因为进化论早就告诉我们适应者生存，因此行为与生存有关，行为在动物的生存中起着很大的作用。动物的求食行为、求偶行为、以及高等动物利用经验的行为、社会性行为等都与生存有关。

既然行为一般是对环境的反应，因此行为不能只有运动能力，并且要有感知环境的能力。这就是说，它不但需要肌肉那样的运动器官，还需要如耳、鼻、眼等的感觉器官。在运动器官与感觉器官之间，要有联系。这就是神经系统。行为的物质基础就是建立在这三部份上（原始的原生动物还沒有这三部份的分化，但是有感觉及反应能力），而行为的逐渐复杂化也就是由于这三部份的进化，其中主要是神经系统的进化。高等动物的感觉器官发达、神经系统十分复杂，运动能力也加强，因而它们的行为也

复杂。

动物的行为大致可分为：（1）天赋的、简单的、比较定型的行为，及（2）利用经验的通过学习的比较复杂的行为。在第一类型中、行为一般是特异的刺激决定的，或至少是主要为刺激决定的，因此我们说它是定型的。这种行为是由这一动物的神经系统的遗传特性所决定的，因此我们说它是天赋的。在后一类型中，行为由于有了经验而有了更多的变化，因此就复杂了。个体动物，在它的生命过程中可以通过学习而影响了原来天赋的行为，因此我们说这种行为是后天获得、与经验、学习有关的。后一类型的行为也有复杂程度的不同，在低等动物中，后一类型的行为常常还有部份是由刺激所决定，但到了高等动物中，由刺激所决定的成分就越来越少，最后几乎全部由经验决定，甚至于由复杂的符号化过程（例如人类的语言）所决定。

一、定型的行为

（一）趋性 趋性是最简单的适应性行为。动物就是趋向（正趋性），或躲开（负趋性）刺激，它简单到同植物生长运动的向性相似（植物茎叶向光的生长，根部向地心引力方向的生长等）。刺激可以是各种各样的，如光、化学物质、地心引力等，对于这些刺激的反应，相应地就是趋光性、趋化性、趋地性等。趋性的一个主要特征就是它是整个身体的反应，所以可以说，趋性就是动物整个个体有定向行动。

最简单的定向行动还说不上是趋性，例如通过一连串的随机动作（伴随着一些躲避或接近运动），最后到达或避开一个刺激来源。这种最简单的行动称为动趋行为（Kinesis）。例如，有一个二氧化碳的气泡在水中，水中的草履虫在碰到它或游近它时便躲开，这些草履虫随机的游来游去，游近时就走开，最后都在远离气泡的周围（图8.1）。鼠妇（或潮虫）聚集到潮湿所在的地

方，也是通过一系列随机爬动，到了潮湿所在地就不离开，没有到的就继续随机爬动，一直到碰到了潮湿所在地为止，结果它们都集中到潮湿所在地。

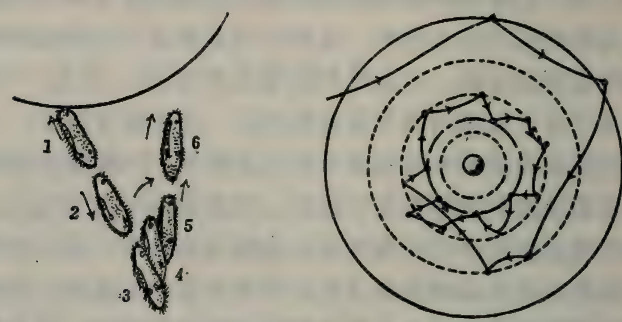


图8.1 显示草履虫的随机游泳运动如何成了一个离开 CO_2 气泡的定向行为

眞正的趋性行为是直接趋向或离开刺激来源（不是通过一系列随机行为），例如蛾子向光飞行，蜚蠊躲光、跑到黑暗中去。蛾子向光飞行时，它使其左右两眼同时感受到一样的刺激，通过向前而又有交替的稍向左及向右的运动，飞向光源。有趣的是，当把蛾子的一只眼睛涂黑时，这个蛾子就会向着光，但绕着光作圆圈运动，因为单侧的光刺激，不能使运动器官得到平衡的调节。

有些趋性可能决定于几个刺激来源，例如鱼在水中的姿势，总是背面向上、腹面向下；这可能决定于对光的趋性及对地心引力的趋性。假如，把光从侧面照过来，鱼就会斜过来；假如把內耳中的迷路除去（把对地心引力的感觉消除），光又从侧面照过来时，鱼就侧卧，而光从下面照来时，鱼就会倒过来，腹面向上。

有些趋性可能受到外界干扰而改变，越是高等的动物，它们的趋性越容易发生改变。实际上，在高等动物中已很少有简单的趋性，就是有，也极易为外界因素所改变。例如，初生的小鼠，

在眼睛还没有睁开以前，把它放在一块倾斜的板上，它就会成一个角度向上爬，这是对地心引力的负趋性。而倾斜的角度的大小还决定了它爬上去的路线离开垂直线的角度。但是当小鼠睁开眼睛能看见外界的东西时，这一简单的趋性行为就改变了，它可能不往上爬，反而往下爬到地面上。

有些趋性不一定是针对刺激的来源而产生反应。蚂蚁的返巢行为是一种趋光性，但是它们不是向着光的来源，而是与光成一个角度。因此，用镜子把光反照时，它们就会因走错了路而回不到巢里。有趣的是，把蚂蚁关在黑盒子里一个时期，再放出来，这时太阳照射的角度已经变了，它也会改变对光的角度，因此不会走错（图8.2)。这是因为它身体内部有一个生物钟，可以予以调节，即过了一个时期之后出来的蚂蚁，它对太阳光所成的角度也随之改变了，这样它的方向不变，依然能够很好地回巢。这类昆虫在没有太阳照射时，也能对天上的偏射光的平面起反应。

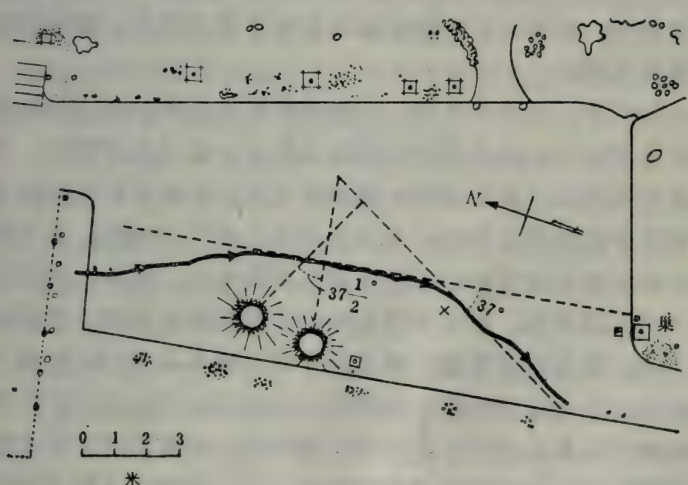


图8.2 回家的蚂蚁维持着对巢的定向，它们以直角对着太阳前进当蚂蚁被捉来放在×点上时（太阳已移动到37°），它们走的路还是与太阳成直角，然后它们偏了37°到达巢。

必须指出，并不是所有的定向运动都是趋性，有些定向运动是比较复杂的，其中可能包括几个趋性，有些趋性只是定向运动中的一部份。例如，上述的蚂蚁返巢就涉及生物钟，鸟类的早出晚归的飞行定向也是如此。许多种贝壳会躲避海星，它们闻到海星的味道，就躲开去，这是简单的负趋化性。但是鲑鱼到河流中产卵，虽然它能区别不同河流的水的化学性质，但每次都回到原来的河流中，这却不是简单的趋性（它是一种本能），因为这个行为随着生理状态而不同，甚至于可能与以前接触河水的经验有关。昆虫的性引诱剂情况也是一种化学定向，雄虫可以在几公里外向着发出性引诱剂的雌虫飞来，但是这也与生理状态有关，不是简单的趋性，这种定向运动也是一种本能。

（二）反射　反射与趋性十分相似，也是对刺激的比较定型的反应，因此也是一种天赋的行为。它一般是身体一部份的反应，但是也可以是整个身体的反应。但都必须是通过中枢神经系统作出的反应。例如，腿对痛刺激的屈曲收缩，瞳孔对于强光照射的收缩等。所以有了神经系统的存在才能有反射，因此原生动物不具有反射。

一般说来，有两类反射。一类是紧张性反射，是比较缓慢的、持久的反应，这是用来维持肌肉张力、姿势及平衡的。另一类是位相性反射，是迅速的、短暂的反应。反射可以在神经系统的不同水平的部位上出现，复杂程度各不相同，一般说，具有更大复杂性的反射取决于神经系统更高水平的节段。例如，屈肌反射只涉及到几段脊髓，但是维持姿势的反射就涉及到更多节段的脊髓直到脑。但是许多脊髓反射或脑干的反射不必有大脑参与，特别是不必上达大脑皮层。因此做出反射时，自己是意识不到的。也因此在某些动物中，切除了脑以后，反射照样可以发生。

必须认识反射与某些自动行为的关系。例如，人类学会了打字与弹钢琴这些活动后，就自动地进行“打”与“弹”，好像不需要经过大脑的思考。这些行为是后天获得的自动行为，是经过

反复学习建立起来的一系列定型的链锁反射，在学成以后表面上看来似乎是对刺激的直接反应，但仍然是反射，而且是必须经过大脑的大脑反射，在学习过程中经过大脑以后也脱离不了大脑皮层。

有许多行为是由简单反射的组合而成的，我们下文中就要讲的本能就是一例，它是许多固定的刺激反应关系的简单非条件反射的组合行为。但是其它复杂的行为不只是由非条件反射所组成，而且还加上了学习与经验的利用。有一个时期，人们曾经以为，一切行为都可以分析为反射（加上条件反射），目前看来这是不正确的。复杂的行为与反射之不同不仅是复杂程度的不同，也还有新性质的产生。

虽然反射依然是动物界的一种适应性方式，但是在进化的阶梯上它显得越来越不够用了。在人类的行为中，简单的反射只保留下来少数，多数为复杂的行为所替代。因为在生存过程中，我们越来越需要可变性，这样才有更大的对环境的适应能力；而反射是比较固定不变的，它对某一种刺激只有一种不变的反应能力，因此它们就逐渐受到具有高度的可塑性的高级神经机制的调节和控制而塑造出无数其它行为方式。

（三）本能　本能也是一种先天决定的行为，也就是说不依赖于经验，不是学习来的。例如蜘蛛织网，蜜蜂跳舞，鸟类迁移等等。它比趋性与反射要复杂得多，有些本能包括许多动作。例如，雄的三棘䱀鱼的生殖本能是由迁移、地区性、战斗、作巢、交配及保护子女等动作所组成的。

本能行为的一个特点，就是它不完全是由外界刺激所决定的，而同时决定于动物内部环境的特殊情况。例如许多生殖本能不仅决定于外界配偶动物的激刺，也决定于这动物本身内部性激素的存在。[22]这里就可以有不同情况。一些动物在没有性激素时，对于强烈的性刺激不产生反应；而另一些动物却可能在性激素浓度极高时，只要极小的性刺激就足以引起交配行为。在某些情况

下，内部情况可以十分强烈，以致于我们看不到外部有什么刺激时，就产生了反应。这个叫做“真空反应”，好像本身是自发产生的。例如，有些鸟类会保护它自己下的蛋，防止蛋滚出去，做一些推蛋动作（把蛋从巢边上推回来）；有时候有些鸟在没有蛋时，也会做这些动作。

本能的另一个特点是，刺激只是作为行为的引起者，而不是行为型式的决定者。行为型式更多是由内部情况所决定的。性刺激引起交配行为，但具体交配行为采取什么方式却是早已定型的，不决定于性刺激。

上文指出，在复杂的本能行为中，它实际上包括一系列类似反射的行为。在三棘丝鱼的生殖本能中，分析指出，第一步迁移是季节变暖及水温升高所引起的。丝鱼迁移到温暖的浅水中。在那里，它们见到绿色植物，即产生一个反应，选定一个地点，在那里筑巢，保护这个地区，不许其它雄的三棘丝鱼闯入。这时，由于性激素的增加（高温引起）使它们腹部的红色加深，就可以把雌鱼引来，然后二者就开始了一个曲折的“对舞”，最后把雌鱼引到巢里。在巢里舞蹈，最后，引起交配；雌鱼产卵，卵受精后，雄鱼担任卵的保护工作，并利用鳍搧动卵使卵得到更多的氧气。

可以看出，在这一系列行为中，外部环境条件，如水温、植物，筑巢的物质，以及雌鱼的鼓胀的腹部等都是必要的刺激，而这些行为的产生却还依赖于内部环境——性激素的增加与存在。但是，必须指出，这些外界刺激对引起某些行为常是十分专一性的。例如，三棘丝鱼的地区性防御可以用一个带有红腹的假鱼来引起，甚至于该模型完全不像丝鱼，只是有一个红的腹部。相反地，用一个真正象丝鱼的模型，腹部不是红色，就不会引起战斗（图 8.3）。这说明了，红色的腹部乃是引起防御性战斗的必需刺激。

同样的试验证明，把假丝鱼以鼻端朝下的姿势放入，就会引

起强烈的反应。平的姿势，引起的反应就弱（图8.4）。鲱鸥的雏鸟只要给它们看一个假的鲱鸥的头，它们就会伸出嘴来求食。假如头上有一个斑点，那么求食的反应就更强。假如那个斑点是红色或黑色的，比起蓝色或白色的斑点，反应更强（图8.5）。这里也看出了鲱鸥的求食反应要求一定的刺激。

一个有趣的事例是小鸭与小鹅的逃避反应；用以下一个模式，在上空由左向右，这就象一个猛禽飞来捕食，它们就产生逃避反应。假如把这模式由右向左移动，小鸭与小鹅完全不受惊扰，因为长颈在前，就象一个大鹅

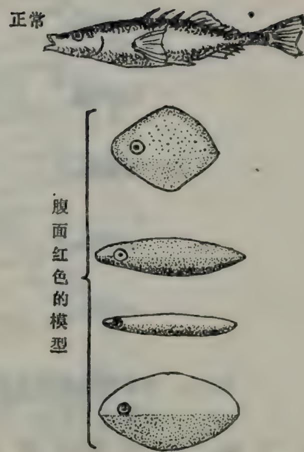


图8.3　下面四种模型，形状并不象丝鱼，但是腹面都是红的，均能引起丝鱼的战斗，顶端的第一个模型，真象丝鱼，但缺少红色的腹部，却不引起战斗。

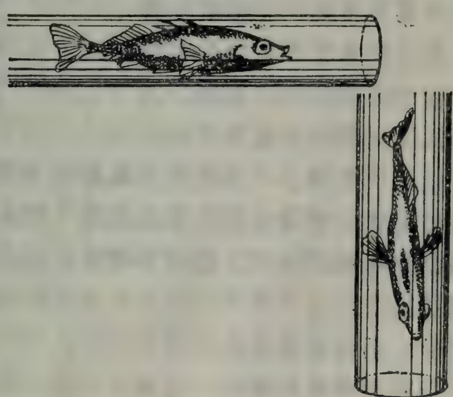


图8.4　当三棘丝鱼以它们平常所采取的自然的“被恐吓的姿势”（上图）放入时，要比另一个以“恐吓的姿势”（下图）放入的情况引起较少的战斗。

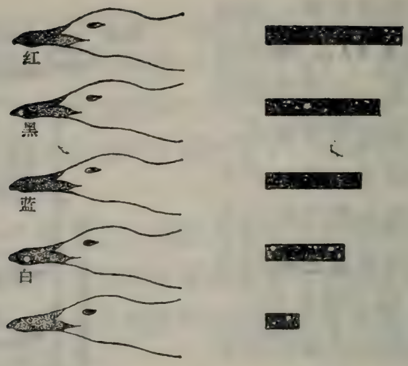


图8.5 用鲱鸥模型进行的试验（显示出小鸟的乞食反应决定于喙上的一个斑点，特别是一个黑色或红色斑点）。

在飞翔，而不象猛禽（图8.6）。

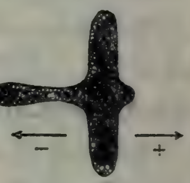


图8.6 当这个模型由左向右移动时，引起了小鸭和小鹅的惊逃，但由右向左移动，试验就没有效应。

目前的研究指出，有许多所谓本能其中已经有一定的学习成分。有些本能是纯粹的本能。例如，把碛鹨的小鸟放在大山雀的巢里饲育，碛鹨的小鸟的某些本能完全保持不改。例如大山雀能用足握食物，而碛鹨不会这个行动。在大山雀巢里抚育长大的碛鹨还是不会用足握食物。但是，另一些行为可以因为环境改变而改变。碛鹨的唱歌就是一个例子，小碛鹨在母鸟哺育下能唱复杂的曲调，假如隔离饲养，它只能唱简单的曲调（图8.7）。先天聋了的小鸟也只会唱简单的曲调，说明了唱简单的曲调是本能，而唱复杂的曲调是已经经过了学习，这里有天生的一部份，加上后来学习的一部份。但是各种鸟的情况不一样，有些小种鸟养在别种鸟的窝中，仍然唱自己的歌调，但也有一些种类，可以歌调完全改变。

猫捉老鼠，一般认为是本能，但与老鼠一同养大的猫，却不

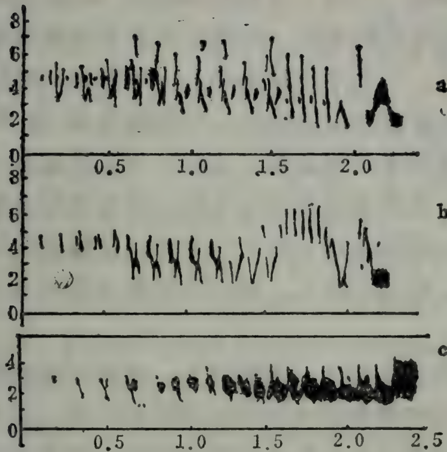


图8.7 正常碛鹨唱歌的音调频率型的记录（a和b），以及与同种的大鸟分离饲养的小碛鹨的音调频率型的记录(c)；隔离的小鸟只有不完整的歌曲。（显示出本能发生中经验所起的作用）。

捉老鼠，说明了经验改变本能的作用。

复杂的本能，如上述三棘缘鱼的生殖行为，是一环套一环的引发机制。一个刺激引起一个反应，反应本身加上第二个刺激引起了第二个反应，如此下去。现在的研究阐明，每一个反应本身，原来是处于神经抑制状态，只有一个刺激，加上前一个神经抑制的解除（即前一个反应）才能引起。在上述例子中，如迁移入温暖的浅水中是一个反应，加上绿色植物这个刺激，二者合在一起，就引起了筑巢行为的神经抑制的解除，筑巢行为就能发生。发生了筑巢行为之后，才有可能有下一个反应的产生，因为筑巢行为又解除另一个神经抑制（这里是保护这个地区，防止其它雄鱼侵入），使其对其它雄鱼能做出战斗的反应。本能有些是简单的，但是多数是这样的连续引发机制，因而人们看来，觉得它们十分神秘，似乎动物天生具有“自然的智慧”。

（四）"动机"行为　对本能的研究中，已经指出，行为的产生不只决定于外界的刺激，而同时决定于动物內部环境。进一步的研究发现了，有些本能行为走上一个极端，它们基本上是由內部主要为神经状态环境所决定，外界刺激甚至于有时不起作用。这在高等动物中特别显著。这些行为似乎是有一个动机，为了满足內部某一愿望或达到某一目的。因此表面上看来似乎是內部有一推动力，来推动这一行为的发生，在愿望及目标达到后，推动力即消失，行为即停止。我们暂时称这类本能行为为"动机"行为。

取食、口渴、性行为、感情行为、睡眠以及母性行为等都属于这一类型。这些行为都由內部生理状态决定，例如，取食行为的发生基本上不是决定于外界有沒有食物，外界沒有食物时，只是沒有食物可吃，但这一行为依然要求发生。相反地，沒有內部的推动力，尽管有食物，动物也不取食。

关于动机行为的神经生理学，研究得比较仔细，即內部生理环境如何影响神经而喚起（或抑制）动机行为。在哺乳类动物中，主要的控制部位是在丘脑下部，研究工作者发现丘脑下部有一个兴奋部位，它的作用是喚起动机行为；及一个抑制部位，它的作用是抑制动机行为。內部生理状态，如激素、血溫、血中营养物质、渗透压以及外界引入內部的药物都对这两个部位起作用。外界的刺激也对这两个部位起作用。

例如，在取食行为中，把丘脑下部的腹內侧区作双侧破坏，其结果是取食动作大为加快，取食量可增加2—3倍，甚至有时可达到这个地步，使猫、鼠的体重增加2—3倍。这个丘脑腹內侧区乃是抑制取食的部位，抑制部位消除了，因此行为大大加强。如果把丘脑下部的两侧破坏（是兴奋取食的部位），那么虽然给以动物正常的食物，它也不取食，一直到饿死。用电刺激的试验也同样证明了这一点，刺激兴奋部位时，食量就大增，刺激抑制部位时，取食就停止或减少。

同样的试验证明了口渴、性刺激等行为也属于这一类型。以微小的毛细管插入到与性行为有关的丘脑下部区域中，只要注射入极微量的性激素，就立即引起强烈的交配行为，虽然外界并无刺激。把几千分之一毫升的高渗压的盐水注射到山羊的丘脑下部，就会使山羊立即喝水，喝到七升之多。后一试验证明了失水性的口渴是决定于丘脑下部的渗透压感受器。

有些动机行为还涉及到大脑，大脑也是通过影响丘脑下部而起作用。例如，在感情行为中，假如把大脑的新皮层破坏，猫就会变得特别安静，因为新皮层对于攻击行为的唤起是必需的。相反地，假如把大的旧皮层破坏，猫就变得凶猛得不可约束。

总之，“动机”行为是一类特殊的本能行为，其特点是內部生理环境对于神经的调节作用，比起外界刺激更为重要；而在高等动物中，由于神经系统的高度发展及对行为在更高一级水平上的控制，这些行为便几乎完全受內部环境影响神经所决定了。

正如有些本能已受到学习或经验的影响，“动机”行为也会受到学习或经验的影响。把一个大鼠的肾上腺切除，它就会饮大量的盐水来补偿它们在小便中失去的盐分，维持正常的生活。但是，假如大鼠在切除肾上腺之前，有机会喝过糖水，那么在切除之后，它们宁愿继续喝糖水，而不喝盐水，结果死于缺盐。在切除之前，沒有“学习”到喝更好吃的糖水的大鼠，就不会如此。这一例子可见，学习的影响可以强烈到致命的程度。

总结　我们在这一部份中讨论了先天性的定型行为，从趋性、反射到本能，最后到一类特殊的本能，“动机”行为。趋性是整个动物对于一个刺激（或多个刺激）的趋向或躲开的定向运动，在沒有神经系统的原生动物中也存在，在有神经系统的动物中它是由感受器与神经连接方式的遗传特性所决定的。在低等动物中，是一种重要的适应环境的方式。反射也是一种定型的感觉运动反应，一般只涉及到动物身体的一部份。它们也是由感受器与中枢神经连接方式所决定的，并必须要通过中枢神经系统。

本能是比较复杂的定型行为，它们是由内部环境与感觉刺激的联合影响所引起的天赋反应。从一定意义上说，内部环境决定了反应的型式，外界的感觉刺激只是作为反应的引起者。复杂的本能可能是一系列的这种反应，前一个反应消除了后一个反应的神经抑制，创造了新的内部环境，使后一个刺激能引起后一个反应。本能是可以受到学习的影响，而发生改变的。

“动机”行为是一类特殊的本能行为，主要发生在较高等动物中，其中内部环境的影响变得极端重要，而外界刺激的引发作用变得极不重要。但是其主要特点乃是在这类行为中，内部环境影响高一级的神经机制，而行为是受到这些神经机制的控制的。在神经机制中，一般有一个兴奋部位及一个抑制部位，内部环境通过对这两个部位的激活与抑制而唤起或抑制了行为的发生。这种“动机”行为有时还受到大脑皮层的影响（即影响内部环境的一个因素）。

二、经验性的或学习的行为

在高等动物的行为型式的决定中，学习起着重要的作用。通过学习过程，生命的经验在个体生活中留下了痕迹，这使动物能够根据过去的经验改变了天赋的行为，而产生新的适应方式。学习或经验的重要性可以达到这样一个地步，在黑暗中长大的猩猩，大了到光亮中来连障碍都不会躲避。

我们现在谈一下各种学习方式，由最简单的到最复杂的。

（一）印随学习　又叫仿随学习，这是一种高度特化但有局限性的学习方式。刚孵化出来的小鸟，跟着它的母亲学习，实际上也可以跟着它所看到的和听到的第一个行动中的东西学习。例如，假如一只小鸭在一个绿色的盒子旁边孵化出来，而绿色盒子走动，小鸭就会跟着它走（图8.8）。假如它在盒子旁边呆过一个时期，它甚至会永远跟盒子，而不跟它的母亲或同伴一同行

走。这个行为对于以后的行为也有影响，例如它长大了在求偶时会追求象早期印随时那样的对象。但是，印随学习只发生在孵化后头几天中，假如在这几天中不给印随学习的机会，以后它就不会做这种学习。显然神经系统在孵化后的早期处于一种特殊情况，能接受这种刺激，后来这种情况改变了，它就不再能印随学习。

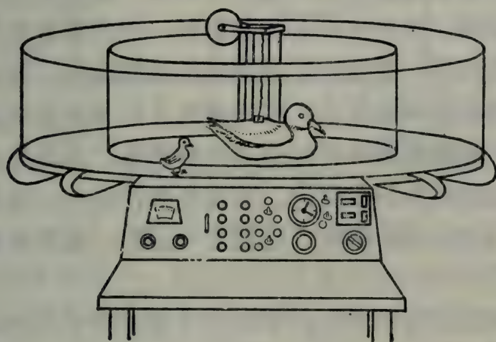


图8.8 小鸭的印随学习

（二）习惯化也是一种简单的学习行为 这就是在用一个刺激重复处理时，动物的自然反应逐渐减弱，最后可能完全消失。例如，动物对于一个不很强的声音会转过头来对着这声音，但是它在多次听到这声音后，它的转向声音的反应就越来越少，最后就完全不转向声音了。蜘蛛对于音叉振动的强声有逃避行为，但多次处理后，反应逐渐减弱，最后完全不躲避。前面谈到小鸭对于鹰的模型的逃避行为也是如此，但是对于鹰的侵袭，因为各次的刺激有所不同，就沒有习惯化，显然这是一种适应。习惯化不是由于疲劳，也不是感觉适应，因为反应随着刺激处理的天数增加而减少，并且在刺激停止以后一段时间內，它还保持习惯化。习惯化的适应意义就是动物放弃了对它的生活沒有意义的反应。这一点同以下所讲的学习都不相同，以下所讲的都是新的、有意

义的反应的加强或产生。

（三）条件反射 条件反射这种学习方式最早是由巴甫洛夫发现的。在他的经典试验中，把一只狗喂以肉末，狗就流出唾液。但是，在给肉末的同时，给以一个铃声，这样一直重复许多次。最后，单独给以铃声，也能使狗分泌出唾液来。巴甫洛夫称肉末是一个无条件的刺激，铃声是一个条件刺激，肉末引起唾液分泌是一个无条件的反射，是天生有的，而铃声引起的唾液分泌乃是条件反射，铃声本来是无关刺激，而当重复地将它与肉末一同给予动物以后，就建立了对铃声的条件反射。同样地，用电刺激可以引起足的屈曲反应，而声音通常并不能引起这一反应；但是假如每次给电刺激时同时给以某种声音，重复许多次后，某种声音就会引起足的屈曲反应。这就是条件反射，也就是说，一个原来不能引起反应的刺激，经过这一过程，变为能够引起这一反应。

在条件反射的研究中，发现了许多有关学习的规律。第一个规律是接近律，即条件刺激与无条件刺激要同时同地给予，这样形成的条件反射最强（图8.9）。假如条件刺激与无条件刺激之间隔了一定时间，那么隔得短一些（差不到一秒），还能形成条件反射，隔得太长了，就不能形成条件反射。例如，铃声与给肉末之间的时间间隔太长就联系不起来，不能形成条件反射。一般说来，要联系的项目必须要在空间和时间上同时发生，条件刺激与无条件刺激二者之间的距离越长，条件反射的形成就越来越弱。

第二个规律是重复律，条件反射的强度随着条件刺激与无条件刺激共同处理的次数的增多而加强，次数越多，条件反射越强。

第三个规律是强化律，在某种意义上也可以称为效果律。假如，用铃声引起唾液分泌的条件反射已经形成，但是后来每次只给铃声，不给肉末，时间久了以后，这一反应就会变弱（即消

退）。在这时候，假如再在给铃声时给一次肉末，这个条件反射立即恢复，这就是强化。强化就是得到了效果，即这一次铃声响时，狗获得了肉末，因而加强了联系。

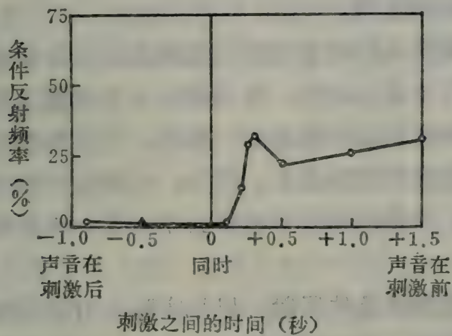


图8.9 条件反射中条件刺激与时间关系

第四个定律是干扰律，它是说明消退与遗忘的情况的。一个条件反射在建立时可以受到干扰而减弱，例如在训练的早期，在给予条件刺激时，另外一个干扰刺激同时发生，那就会大大减弱条件反射的形成。在给铃声训练与肉末联系起来造成条件反射时，如同时给予突然的声音，就会使条件反射不易形成（这种干扰又叫做外抑制）。上述的消退实际上也可以看作一种干扰，即每次给铃声而不给肉末成为一个新学习，这个新学习干扰了原来的条件反射。条件反射的遗忘也是同样情况，因为条件反射建立成功的时期到遗忘的时期之间出现了其它刺激的干扰。人们的记忆也同样服从这一定律；在学习后到记忆测验时间之间，如无其它活动，特别是沒有与该学习有关的活动，人们就记忆得最多；相反地，如在学习后到记忆测验时间之间，有许多干扰（特别是与原来的学习东西相似的干扰），人们就大量忘记。一个人在学习之后，立即睡觉，第二天起来学习的东西可以几乎完全记得。条件反射能为干扰（包括新的学习作为干扰）所减弱，甚至于完全抑制，这就是干扰律。

这四条规律虽然是从条件反射的研究中发现的，它对于以后其它的学习一样适用，上述人们学习语言服从干扰律只是一个例子，其实它也服从接近律、重复律及强化律的。这些可以很容易看出，不再举例说明。

但是上述的条件反射又称为经典性的条件反射。在这种条件反射中，学习全是被动的，因为刺激是由试验人员给予的，或条件刺激不是由动物自行决定的。因此，这虽然也是学习，但在自然界中，一般沒有适应意义。例如，听到铃声而分泌唾液并沒有适应意义，只是动物简单地学会了对于一种新刺激产生一个新的反应。

（四）操作性条件反射 但是实际上自然界也有一类学习，与经典性的条件反射十分相似，称为操作性的条件反射。在这种情况下，动物对于它所接受的刺激有某些控制、对它所用的反应也有所控制，因而这种新的学习行为有一定的适应意义。例如，学会压一个杠杆来开一个门，使其能进去吃到食物，或从屋內逃出（图8.10）。这里一样存在着无条件刺激及其反应，也有条件刺激，后来与无条件刺激联系在一起。在学习中，动物开始时是自然地发出各种反应（天生具有的各种反应），然后其中一个反应被反应的结果（取得食物或逃避）所强化。这个反应由于一次次成功而以更大频率发生，其它的反应则发生惯化作用而被放弃，结果形成这一特殊反应的条件反射。

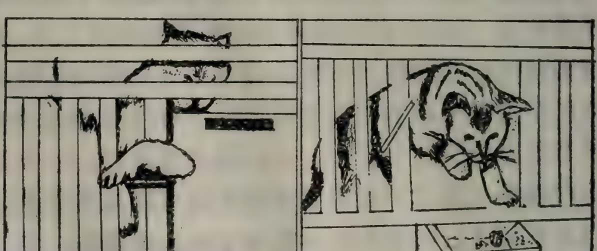


图8.10 一只猫拨动一个门闩把门打开，由关禁情况下逃出来

这里，屋内的食物是无条件刺激，或是禁闭在屋内是无条件刺激，它引起各种反应，其中之一(压一个杠杆开开门)使其成功地获得了食物，或逃出禁闭。这个反应的成功强化了这个反应本身，在几次重复之后，动物就学会了这个条件反应。只要一放在门口（在饥饿时），就会压动杠杆去开门取食，或只要一禁闭，就会压动杠杆开门逃出。

这种条件反射有时候可以发展到这种地步。例如，在一个声音发生后五秒钟给予动物一个电击；动物学习了压动杠杆逃到一个安全的地方。在学习开始时，它只会在电击打它时，它才压动杠杆逃开；但是在学会之后，它可以在声音发生与电击开始之间的五秒钟内，就压动杠杆逃走，避免了电击。这里就是电击（无条件刺激）与声音发生（条件刺激）联系起来；但是奇怪的是，动物每次成功地逃避了电击之后，这个条件反射却不会消退，仍可以继续反应。这里可能涉及到高一级的学习或与感情（即恐惧）有关的学习。某些动物在觅食及逃避捕食者时，常常涉及到操作性的条件反射，显然这是有适应性意义的。

（五）“尝试与错误”或“尝试与失败”的学习 假如刺激增多、变得复杂，条件反射也会变得复杂，在这种情况下，动物可以选择刺激来产生一定的反应。假如一个刺激产生一个反应，另一个刺激产生另一个反应，动物可以选择刺激来产生适应性的行为。

例如，把一个动物面对两个门，一个是亮的，一个是暗的。把食物放在亮的门的后面，暗的门是关着的。于是，动物就必须学会进入到亮的门内，不论亮的门是在左边或右边（图8.11）。这里，动物要学会辨别亮与暗两种不同的刺激，选择其中之一；只有一个得到成功与强化之后，它就继续选择这一正确的刺激。动物要首先尝试许多次，有些次数成功，有些时候失败，成功的得到奖赏而强化，不成功的由于沒有得到奖赏（有时甚至得到惩罚）而挫折。这样，动物最后学会了选择得到强化的刺激。这就

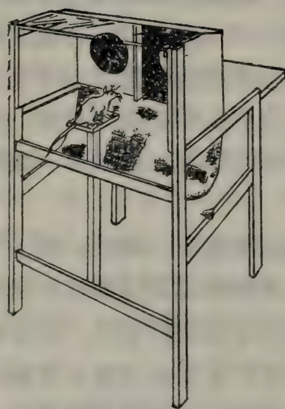


图8.11 一个大鼠在拉许莱跳板上面对着一个黑白辨别的试验（假如黑圈是正确的，门就打开，并在后面可以找到食物，不论这个黑圈在左边或右边；具有白圈的门永远是关着的）。

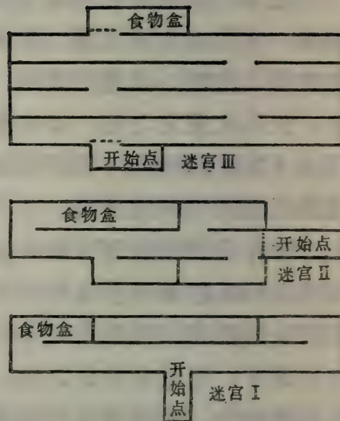


图8.12 三种迷宫（具有不同的困难程度，拉许莱用来研究大脑损伤对于大鼠学习能力的影响）。

是通过“尝试与错误”的学习或经验积累。

更复杂一些的“尝试与错误”的学习的例子乃是多选择性的迷宫（图8.12）动物在迷宫中必须做一连串的辨别活动，才能找到一条道路，通至最后放食物的地方。在每一选择点上，有许多感觉线索（即刺激），动物利用这些线索作为辨别的根据，选择正确的刺激来定方向。同样地，正确的选择得到强化；在多次选择正确后，即找到了这条通路。许多动物都能走简单的迷宫，不同种动物走的迷宫的复杂程度不同，只有高等动物能走较复杂的迷宫。可能在自然界中，有些动物的觅巢及寻找产卵场所等能力与此相似，但在多数高等动物中，还牵涉到更高一级的学习。

（六）推理 推理比以上几种学习或经验利用要更复杂，它

是利用经验来解决问题的能力。在人类中，我们看到的这种能力就是：能够形成概念，能够按照一般原则来行动，能够把许多过去经验综合在一起，能够不完全依赖于问题所具有的特殊物理性质（即所涉及的特殊感觉）而行动。在动物中，可看到不同复杂程度的推理行为，但是比起人类来，都较为简单。越是高级的动物，推理行为也越复杂；一般可以说，推理只有在哺乳动物中才有，而在灵长目中，才看到比较复杂的原则学习及符号化过程。

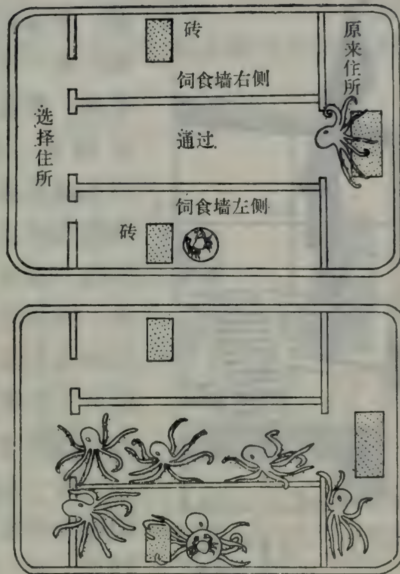


图8.13 章鱼捕食螃蟹的试验

现在就来看一下，动物的各种推理行为

首先，绕道问题。这就是用一个阻隔（如玻璃板）或其它的安排，使一个动物不能直接到达它能看见或嗅到的食物。这个动物必须绕一个道，而不是走直线，才能到达放置食物的地方。这就是绕道问题。有几个解决方法，一个就是“尝试与错误”，一个就是兴奋

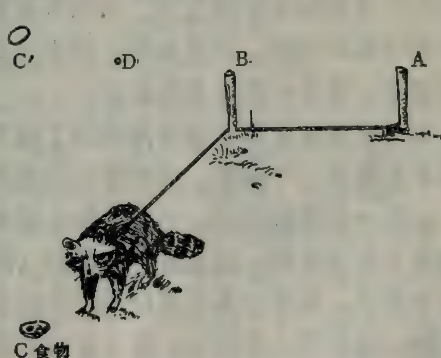


图8.14 浣熊解决绕道问题

得乱跑一下，然后碰巧偶然解决这个问题。很多种动物都采取前二种方式。例如，把一个螃蟹放在玻璃板后面，让章鱼看到，章鱼只会直扑玻璃板，而不会绕过玻璃板，去捉拿螃蟹（图8.13）。它可以乱碰乱撞，终于最后碰巧走到玻璃板后面获得成功。鱼类及鸟类都要经过一段时间的“尝试与错误”的学习才能成功。大鼠、狗和浣熊可以比较快的学会，但是开始时也失败（图8.14）。只有猴子及黑猩猩一下子就能解决问题，它们第一次放到这样的环境中，就会绕道取得食物。



图8.15 一个黑猩猩解决了如何获得它拿不到的香蕉的问题（它把木箱一个个搭起来）

第一次就能成功地绕道，与人类对于问题的洞察十分相似，因此这是一种推理行为。有一类类似的行为也是如此，例如黑猩猩能够将几个木箱搭高，爬上去取得它本来拿不到的香蕉，或是能够把几根短棍接起来成为一个长棍，去取得食物（图8.15）。这些都是推理行为。当然有可能这些黑猩猩以前有过对同一类问题的经验，即使如此，能把过去的经验立即应用于一个新环境中，也是一种显著的能力。

有一些试验中对于绕道问题作了以下的改变，即把绕道行动的两步先教会一个动物，然后看它们能否把这两个动作配合在一起，完成一个绕道行动。例如，教大鼠由桌子上爬到地面上，再在地面上各处乱爬，这是第一个动作（图8.16）。再教大鼠爬上另一个桌子，由该一桌子再回到原来的桌子的一个角上。角上放有食物。这是第二个动作。现在把大鼠放在桌子上，桌子角上放有食物，但用铁纱阻隔，它不能达到。这个大鼠就会由桌上下来，到地面上，再爬上第二个桌子，由第二个桌子回到第一个桌

子的角上，去取得食物。这也是一个绕道问题，只不过这里把解决这问题的两步，先教给了动物，让它把这两步配合起来，解决这一问题。大鼠就有这个能力。

其次，对原则的学习。这是要求动物按照一定原则来行动，而与做出反应所存在的特殊刺激沒有什么关系。一个例子就是有条件的反应（注意这不是条件反射）。在这情况下，就是让动物学会以下的动作：假如先给它看一个黑色的小门，那么就选择两个灰色小门中的左边一个小门；假如先给它看一个白色的小门，那么就选择两个灰色小门中的右边一个小门。这就是“假如……，然后如何反应”。大鼠可以逐渐，但比较困难地学会这种反应，而猴子就十分容易学会这种有条件的反应。

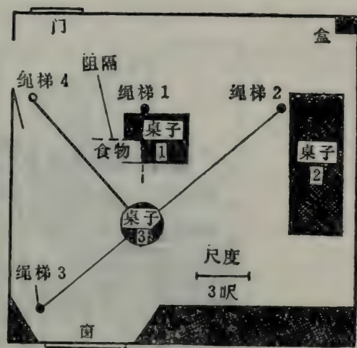


图8.16 大鼠从桌子1到食物放置处，中间有一个阻隔（先训练大鼠由桌子1到地板上，走过一个绳梯1；然后，再训练大鼠由地板到绳梯2，3或4上，并由跑道到桌子上；由桌子3它就可以由另一通道到食物放置处。这个试验是要看：究竟这个大鼠能不能把两个分离的过去的经验配合在一起，而在第一次试验中就直接由桌子1到地板，再由桌子3到食物放置处）

另一种原则学习叫做学习套或学习定势（图8.17）这是让动物辨别两个常见的物件（例如一个白色的瓶盖及一个红色的针插），这两个物件在许多物理性质上都不相同。不论这两个物件的地位如何，只要移动了正确的一个，就把食物给试验动物吃。猴子可能需要多次尝试才能解决这样一个问题；但是在此以后，再给它一个学习套（即再给它一对不同的物件），它可以较快地学习到这能力。而在学习了许多个学习套（每次5—6次之后，在再给一个新的学习套时，只需要1—2次的尝试，它就学会了。

按照机会来说，有一半机会它的第一次尝试就是正确的。假

如第一次碰巧是对了，那么以后的五次，它就继续选对，而不理采那不正确的物件。假如第一次猜错了，那么在有这种学习能力的猴子，第二次就一般转而选择那另一个物件，而不去选择第一



图8.17　威斯肯辛的一般测验仪器，测验猴子对于辨别学习套及类似问题的解决能力

次猜错的物件，所以，第一次的尝试，乃是一次“情报”尝试，根据它的结果再做第二次的选择。事实上，猴子是按照这一原则在行动的：“假如第一次是对的，那么继续选择这一物件；假如第一次是错的，那么不要再选择它，去选另一个”。所以，最终猴子达到了这样的水平，即只需1—2次就完全解决这一问题。对这样的学习原则大鼠却不能够学会，对每一个学习套它必须重新学起，不能把这原则由一个学习套应用到另一个学习套上来。灵长目对这一类问题，就能成功。

奇件问题，实际上也是对一个原则的学习（图8.18）。在这个测验中，给予三个物件，两个是相同的，一个不同，如两个方块及一个圆球。这个不同的物件即是奇件。这个测验就是要求动物在三个物件中选出那一个不同的一件，假如选中了，就给它食物。学习了一次试验之后，再给它三个物件，如两张卡片，一个盒子，看它能不能应用这原则，选出奇件来。在多次训练或测验

后，猴子能学到一次便把奇件挑选出来，而大鼠永远不能，对于每一套都得重新学习，从来做不到一次选对。

延迟反应是另一类学习问题。测验时，在一个饥饿的动物面

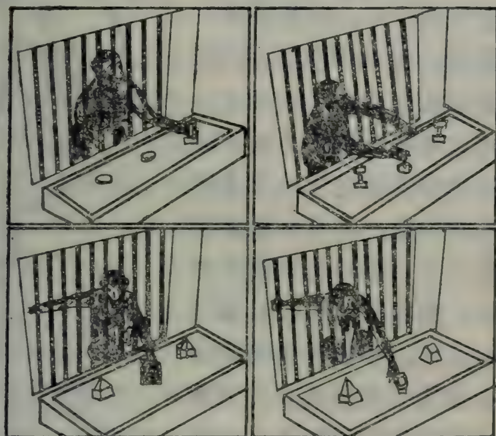


图8.18 一个猴子在做奇件原则学习

前放两个相同的杯子，让它看到一个杯子下面放着食物，另一个杯子是空的。然后，过了一些时候（延迟），把动物释放出来，让它对移动杯子做选择。在这测验中，必须要把食物的气味控制，否则动物就凭嗅觉选择那个杯子。假如把气味控制后，动物进行选择，只能依靠记忆，而记忆又必须能维持超过延迟的时间。有人认为，这里可能涉及“符号过程”，即动物对这杯子按照某些线索予以识别，因此选择是根据某些线索进行的。不论怎样，大鼠、猫、狗这一类动物沒有这个能力，因为它们只会把头永远向着这个方向不变，将来仍然找到这杯子。假如在延迟时间，把这些动物的方向改变，它们就找不到这杯子。浣熊能够不用定向而能成功，但延迟时间不能过长。灵长目完全可以成功，甚至于将它们移开测验的场地，将来再带回来，它们也能识别而选出那个放有食物的杯子。因此，灵长目显然是有记忆能力，并且极可能

有初步的符号化能力。

双交替试验是另一种涉及符号化过程的测验，这与计数有些相似。这里也是用两个相同的刺激物，其中一个放有食物，但是正确的一个并不固定在某一个，而是按照一定次序来安排的。例如RRLL次序，即第一次及第二次在右边，第三次、第四次在左边。动物就被训练去掌握这个次序。以后每次都是以这个次序安排，看它能否学会，在第一及第二次中选右边的一个、第三及第四次中选左边的一个。大鼠完全失败。猫在长期训练之后，可以掌握一个简单的RRLL次序，但是不能再延长；浣熊可以延长到RRLLRR。猴子、猩猩等可以把这次序延长到RRLLRRLL，但是只有人可以对这次序无限制地延长下去。



图8.19 三盘问题（要求动物按照一定次序推动一个或所有三个盘子（1,2,3），来打开食物盒。这是一个很好的测验，用来比较不同哺乳类动物学习序列的能力，因为：1,推动盘子的工作，对于各种哺乳类动物都一样地简单；2,这个序列的安排，可以从极简单到极复杂，这里安排的次序是一个困难的次序，动物要以1,2,3,2的次序推动盘子，才能得到食物）

最后，一个更为复杂的学习问题是三盘问题（图8.19），这同双交替测验的性质相似，但安排的序列更为复杂。三盘问题是放三个盘子，让动物按照一定次序去移动这三个盘子，但不一定每个盘子移动一次，因此次序是不规则的。例如，1，2，3，2的次序，即第一次移动第一盘，第二次移动第二盘，第三次移动第三盘，第四次再移动第二盘。按照正确次序移动盘子，食物盒就会自动地打开，动物便能取食。这个测验对于豚鼠、大鼠、小猫、猕猴及卷尾猴都试验过。豚鼠及大鼠多次训练后可以按次序推动2—3个盘子，小猫能掌握多至7

个盘子的次序，而猴子可以掌握15—20个盘子的次序。这说明了不但符号化能力强，而且记忆力也强。

三、社会性行为

在叙述了定型行为及学习行为之后，稍为介绍一下社会性行为。这里既包括有本能等定型行为，也有学习行为。社会性行为具有特殊的意义，因为无论什么动物都不是单独生活的，它总与其同类动物发生关系，如集聚、一同觅食、交配、保护群体等。这些例子只说明它们在适应上的意义，并不是说，在定型行为及学习行为之外，另有一个类型的行为。

集聚成为一个群体是有许多适应性意义的。一个群体对于外界的侵袭有更大的保护作用，一群羊中可以看到公羊保护母羊及小羊的行为。群集在一起使个体之间更易于彼此碰到而增加了交配繁殖的机会，青蛙叫就是把它们同类集合到一起，叫声起了这样的作用。群集在一起，也促使彼此之间能相互学习，这在鸟类及哺乳类动物中是常见的。据说，有一次一个大山雀碰巧打开一个牛奶瓶的盖，饮取了牛奶，很快许多其它大山雀都学会了这一动作，也去饮牛奶。群集对于捕食也有好处；单个捕食者只能猎取到小的猎物，一群捕食者便可以猎取到较大的动物，并且保证能捕到。狼群捕食就是这样一个例子。最后，当然集群可以形成社会，这时就有了分化，共同工作（如建筑巢窝等）。蚂蚁、蜜蜂等社会昆虫就是如此。

最重要及最常见的社会性行为之一就是生殖中的寻找、认识、求偶及交配行为。这些行为基本上都是本能，并且带有很大的特异性。昆虫能放出一种气味（性外激素），一般是雌虫放出，把雄虫从远处引来进行交配。每一种昆虫放出性引诱物是各自不同的，因此不会错误地引来别种雄虫。在别种动物中也有这种性引诱物，甚至在一种粘菌中，也能分泌一些化合物（叫 Acrasin），

吸引同种前来。有许多种动物凭视觉识别配偶，这时它们往往表现有特殊的姿态（如蜘蛛的交配姿势），或体表颜色的改变（如乌贼体色的变化及鸟类换羽毛），以便对方辨识。有些昆虫能在生殖期发出特殊的声音，如鸟鸣、青蛙叫，及蟋蟀等昆虫的鸣声就是。有些鸟类及少数鱼类及哺乳类动物有地区性行为。它们在交配之前一般是雄性占领一个地域，雌性进入这区域中与其交配，但其它雄性如要进入，即被驱走。它们就在这地区中产卵、保护幼仔及餵养它们长大。

觅食的互通信息也是社会性行为之一。家蝇在取食后分泌出一种化学物质，能吸引其它家蝇前来取食。鲱鸥及狒狒在找到食物后，会发出一种叫声，引导其同伴前来取食。一种乌鸦在找到尸体后，会在上面周围飞翔，吸引其同伴前来。也许最惊人的这一方面的行为是蜜蜂的跳舞语言，它能告诉其它工蜂它所找到的食物在什么地方（图8.20）。它用跳舞的方式及方向来告诉其它工蜂食物所在地的距离与方向。假如食物在近处，它就跳一个圆舞，假如食物是在远处，它就跳一个横 8 字形的摇摆舞。这个横 8 字形的中间一段的方向指示食物所在的方向，而跳舞的速度与次数指示远近（如在335米以内，跳舞为每分钟30次，如在670米处，则每分钟跳22次）。摇摆的时间，中间一段的长度以及摇摆的频率也都有意义。

社会性行为的另一种就是保护行为。许多动物能保护集群，有些动物能报警，通知其同伴逃走。蚂蚁能分泌一种警外激素，在有敌人侵袭时，可以全部警动。蜜蜂也有警外激素，由腹部末端分泌；把一只工蜂的尾刺拔出，放在巢边，立刻可以引起全巢工蜂出动，因为尾刺附近有警外激素。鸟类及鱼类能发出警报声，鸟类一般有两种叫声，一种在平常时鸣叫，一种在有侵袭者来时尖叫。甚至蝗虫也有两种鸣叫声，平常叫时，别的蝗虫不受惊动，如有人走近，它的跳声就是报警，结果许多蝗虫同时惊跳起来。也有一些动物有视觉警报，一群鹿在有侵袭来时，

领头的鹿会把尾部的白斑显露出来，警告其同伴。鸟类也有这种行为，它们摇尾来报警。

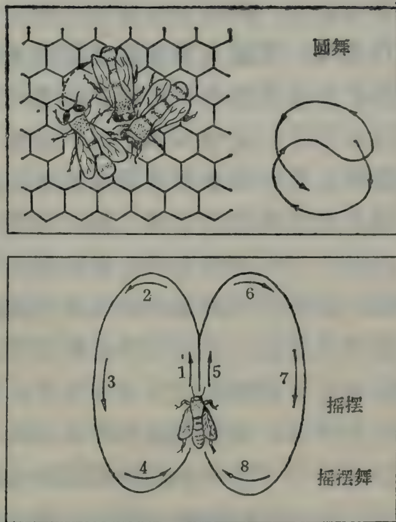


图8.20 蜜蜂的跳舞语言

学习行为的进化过程 定型的、天赋的行为在最简单的动物中就有了，但是学习的行为是后天获得的，它在低等动物中有没有出现？学习行为随着动物的进化而有发展，它的进化过程又是怎样的？假定学习行为是随动物的发展而有进化，这与动物的神经系统的复杂化有沒有关系？假如有关系，那么什么是学习行为的神经机制？以上一系列问题是讨论了各种学习行为后必须回答的问题。

首先，在低等动物中有沒有学习行为，在哪一类低等动物中首先出现了学习行为？有人报导了，最原始的原生动物就能够学习，例如变形虫及草履虫可以对于有害的感觉刺激发生惯化作用，在一次次刺激之后，反应可以减弱。但是这个试验可能存在有问题，首先，这可能是对感觉刺激的适应，而不是惯化，因为它不能维持很长时间；其次，有可能这个有害的刺激损害了变形虫或草履虫，以致反应能力变弱。有人还做过一个条件反射的试验。用一根消毒的白金丝接触到有草履虫的水面上，草履虫对它不起反应。将白金丝上沾上细菌，再放进去，草履虫就聚集到白金丝周围取食。一连许多次把白金丝沾了细菌饲食之后，再用消毒的白金丝（不沾有细菌）放入。草履虫也会聚集到白金丝周

围。可惜这个试验也不能做出结论，说草履虫能够有形成条件反射的学习能力。因为另一试验证明，在水面上先放上细菌，随后放入白金丝，草履虫也会聚集到白金丝周围。这里根本没有以前的训练，白金丝放入，细菌就聚集在白金丝周围，因而草履虫由于觅食也到了白金丝周围。试验证明了，在第一个所谓条件反射的试验中，是因为水中有残余的细菌，白金丝虽然消了毒，一放入后细菌就聚集在其周围，因而草履虫就也聚集在白金丝周围。

因此，目前还没有肯定的证据，说明原生动物有学习能力。同样的，腔肠动物的测验结果也类似，它们可能发生一些类似学习的暂时性改变，但是都不能排斥是感觉适应、损伤、或直接的物理变化。可能测验设计还不完善，不能排除这些因素，但可以说到目前为止，还没有证明原生动物、腔肠动物等有学习行为。

最早有学习行为的动物是扁形动物（两侧对称、具有集中的神经节、即初步的脑的动物），涡虫可以训练成条件反射。把一条涡虫，让它在水槽中滑行，忽然给予一个光照，在光照后两秒钟，再给予一个电击，这就使涡虫的身体收缩一下。在 150 次这样的训练之后，单独给以光照，就能引起身体的收缩。有趣的是，把这涡虫切成两段，给它们四星期的时间使其再生。不论是再生出尾部的个体，或再生出头部的个体都能保留这种学到的行为。甚至于第二次再生后的个体也还能保留这一学到的行为。这个试验虽然有人重复而得不到证实（可能环境条件有不同、涡虫所处的生理状态有所不同等），但是根据这一成功的试验，可以说明，扁形动物有了初步学习的能力，而这个能力是与整个神经系统有关的（因为尾部再生出头部的个体也能保持这一学习能力）。

在环节动物中，蚯蚓能够被训练走迷宫，这是肯定的学习能力，但只能走最简单的迷宫。蚯蚓也有惯化作用。在走最简单的迷宫时（T 形迷宫），它会在训练后只走向一侧，而避免不走到另一侧；只要一侧是黑暗、潮湿的小室，而另一侧有电击及有刺

激的盐溶液。这个训练需要做200次，准确度达到90%。这样学习好了的蚯蚓在切除了前面五个体节后，还能保持学习到的行为。同样地，先切除脑部的蚯蚓也能学会走迷宫。这再一度说明了这种学习能力与整个神经系统有关，单有下部的神经节时也能学习。

在软体动物中，蜗牛曾被证明也有走迷宫的能力，但是最显著的学习能力是在章鱼及乌贼中。这当然是与这类动物的脑与感觉器官特别发达有关。例如，章鱼能够很容易学会认识一个白色卡片的存在。让章鱼去捉一个螃蟹，每次放螃蟹时，假如同时放一张白色卡片，那就在章鱼出来捕食时，给一次电击。假如单放螃蟹、不放白色卡片，就不予电击。这样经过12次训练之后，章鱼就抑制了对白色卡片的接近，到了24次之后，只要有白色卡片放下，章鱼就躲在石缝里不出来，而不放白色卡片时，它就出来取食。更困难的问题，如辨别两个不同颜色、不同大小、不同形状的卡片，一个与电击联系在一起，另一个在放下时不给予电击，章鱼也能很快地学会。但是上文我们已经指出，它对于绕道测验，却总是失败的。它只会对着玻璃板乱碰乱撞，去捉那玻璃板后它能看见的螃蟹，而不会绕过玻璃板去取食。

在节肢动物中，特别是昆虫，我们找到了更多有关学习的事例。例如，蜜蜂可以训练到只飞到蓝色小盘中去取食糖水，而不飞到白色小盘中。学会之后，不论蓝色小盘放在什么位置，它都会飞去；甚至于蓝色小盘中不放糖水时，它也会飞去。蚂蚁及蜚蠊能够走比较复杂一点的迷宫；假如把迷宫放在蚂蚁与食物之间，它只需几十次的训练，就学会了一直走向食物。显然，这与昆虫的感觉器官的发达是有关的（脑当然也起一定作用），它在识别感觉线索时起了很大的作用。

棘皮动物的神经系统是辐射对称的，沒有显著的脑（如海星），它们虽然是比较高等的无脊椎动物，但是试验到目前沒有肯定地证明它们有显著的学习行为。对海星做的翻身学习及取食

试验都没有肯定的结果，一般认为，它们可能没有学习能力，就是有，也许只有惯化作用。

脊椎动物的学习，在上文中已经举了许多例子，并且在高等的脊椎动物中，如在哺乳类动物中，所举的学习的例子更多；因为多数的研究是用哺乳类动物做的，对鱼类及鸟类也有一些观察及试验，对于两栖类及爬行类则做得很少。

一般说来，鱼类能够做简单的学习，如识别性的选择，以及走迷宫（可能学会绕道问题（？））。对蛙与龟的少数试验也得到了同样的结果；但是这三类动物的学习及运用经验的能力还是有限的，它们的学习主要是惯化与“尝试与错误”，推理是基本上不存在的。

鸟类比它们有更好的学习能力，不但学习迅速，并且学习后比较巩固，也就是它们能学习解决比较更复杂的问题，但是说它们有推理能力还是过早。哺乳类动物有了初步推理的行为，而到了灵长目，推理行为得到了更大的发展。它们已经基本上脱离“刺激—反应”及“尝试与错误”的学习方式。过去从经验中学习的东西被保留下来，在新的情况下应用，因此高等哺乳类动物的行为已经不再象低等动物那样由刺激决定，甚至也不为习惯所奴役及限制了。在灵长目中实际上已初步看到了符号化行为；这些到了人类中才得到真正的发展。人的符号化能力（以文字语言的形式）使他能够很快地并广泛地利用过去的经验，并且在学习中利用与别人的符号交流而获得好处。

总之，这就是学习行为的进化过程（图8.21）。学习行为是在扁形动物门开始的，但是虽然它们能够学习，但是它们的行为主要都是定型的、刺激决定的趋性、反射与本能。甚至于到了节肢动物、如昆虫中，也还是以定型的、天赋的行为为主。昆虫的行为主要都是趋性、反射和本能。在脊椎动物中，学习行为开始更多出现，但也只有到了哺乳类动物中才逐渐脱离天赋性的定型行为。到了人类，行为才主要全是学习性的、利用经验的行为，人

们终于从刺激决定的行为中解放出来。

现在再来简单地讨论一下另一个问题，即学习的神经机制。在这里只能简单地谈一下，因为这方面我们知道得还不多。

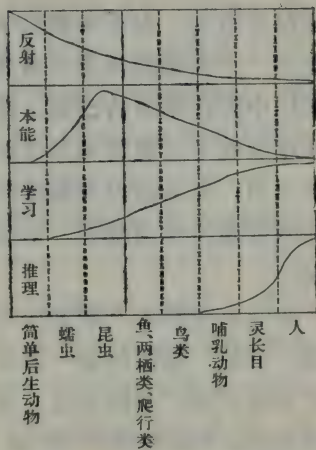


图8.21 行为的进化

趋性是整个身体的反应，甚至于沒有神经系统的动物也有趋性，因此不一定依赖于神经系统。有感应能力的最简单的原生动物就具有趋性，但是较高等的动物的趋性还是与神经系统有关，例如昆虫的向光性等；它们还涉及到感觉器官的感应能力与方式。反射就要求有一个反射弧，由感官（感受器）通过传入神经（感觉神经）到神经中央，再由传出神经（运动神经）通至效应器（肌肉与腺体）组成的反射弧是反射的神经机制。从腔肠动物起（虽然它们还沒有神经中央，但由于有一个神经网，也存在有反射通路），它们都有反射弧，因此这说明了反射是由神经机制决定的。本能因为涉及到內部环境，不完全由外界刺激所决定，因此在神经机制中必须有对于內部环境的感受。中枢神经系统（即脑，以及较简单动物的神经节）乃是必要的，并且必须有內部感觉器官。前者作为外界刺激及內部环境的感受器的联系所在，后者乃是感知內部环境的。

学习行为的最大特点就是它们都涉及中枢神经系统，而学习乃是中枢神经系统发生了某些改变（形态上的及生理上的）。例如，记忆就是这种改变的保留。由简单的学习到复杂的学习，改变的程度逐渐加强。

在中枢神经系统的哪些部位发生了改变呢？关于这一问题，我们只知道一些有关哺乳类动物以及人类的情况，其它动物基本

上还沒有研究。由于人类的学习能力最强，同时大脑皮层最发达，因此第一个问题的猜想答案就是学习与大脑皮层有关，学习是大脑皮层中神经联系的改变。巴甫洛夫在做条件反射时，认为沒有大脑皮层就不可能形成条件反射。但是这个问题不是这样简单。试验证明，完全除去大脑皮层的狗，依然可以建立条件反射，它只是感觉能力大为削弱，如用电击这类无条件刺激，就照样可以成功。

由于完全除去大脑皮层可以损害动物，因此许多试验者都是用另一方法，即破坏某一部位，看它对于学习的影响。这一方面做了许多试验，总的来说，大脑皮层似乎沒有一个特别区域是负责学习的，因此除去一部份一般都影响一点学习，而沒有很大的影响。由于大脑皮层在大鼠中主要是一个感觉皮层，因此，破坏一部份都影响到感觉能力，因而也影响到对刺激的辨别能力，这是造成学习困难的主要原因。假如感觉辨别能力不受影响，往往学习就照样可以进行。

奇怪的是，切除的面积与学习能力有关。不论切除的部位是什么（如切除脑后的视觉区或脑前的体感觉区及运动区），切除部位越大，造成学习的困难（例如走迷宫）也就越大。一定大小的损伤，造成相等的效应，甚至于损伤是否在大脑皮层都沒有关系。根据这一发现，人们提出了所谓的“等势原则”，即大脑皮层的各部份对于学习和记忆都有同样的作用。

因此，可以总结说，大脑皮层是与学习有关的，它的损害不能完全消除学习的能力，但能造成学习的困难与缺陷，而其中的原因之一乃是大脑皮层受伤后产生的感觉缺陷。这个结论还不应该看作是最后肯定的，因为还有一些不同的试验结果。在猴子中，虽然大脑皮层损伤后不影响到感觉辨别能力，但出现有学习的减弱。

近年来，有人用电记录法研究大脑对于学习的作用。这个方法是把电极安装在脑内而不伤害动物，然后在学习时期观察电活

动的变化。结果是，在脑的各部份（大脑皮层及皮层下部），在感觉系统內部及外部都发生了改变。可能电记录方法太敏感了，记录了学习中所有发生的改变，而不能区分哪些是重要的改变，哪些是不重要的改变。但是，也可能是，学习确实是在脑的许多不同部位同时发生，沒有一个部份是专门对于学习起作用的。

另外还有一个问题，即学习在神经系统中引起的改变是什么，也即改变的性质问题。这个新机能的建立可能是形态上的改变，如①新的神经通路的形成；②突触末端形成"鼓起"，使某些突触更易于通过；或是生理上的改变；如①已经建立的突触连接，在生理上增加了通过的容易性，即学习使其容易通过，②生物化学的变化，如神经纤维中蛋白质分子的结构排列的改变。所有这些都有人建议，但都只有一些间接的证据，因此都不能肯定。例如，关于记忆发生的改变，有人认为是许多神经元连接成一个环，在这个环中，每一个神经元激发着下一个神经元，而最后一个神经元又激发第一个神经元，这时第一个神经元已经恢复，因而又被激发。这样一个环可以继续不断地激发下去，并且能对连接在这个环以外的突触发生促进作用。这就是记忆的生理基础。

在记忆中神经系统的改变有过一些研究，结果显示出，这个改变可能分为两步；第一步是一个起始的、易于破坏的（可能是生理的改变），只需15分钟到1小时。在这一步中，人们学会记忆，但若无第二步，将来便忘记了。第二步是一个后来的、不易破坏的（可能是形态的改变），产生了永久的记忆。当大脑皮层两侧的颞叶受到损伤时，人们只能有第一步的暂时记忆。在动物中可能也有类似的情况，章鱼脑的直叶是章鱼的神经联系区，假如把它除去，而每次训练间隔一小时以上，它就沒有记忆，因此学习不成功。但是假如训练间隔时间为15分钟，它就有记忆，而能学习。说明了直叶的破坏影响了第二步的改变（即永久性记忆的建立），而不影响第一步（即暂时性记忆的建立）。

必须指出，由灵长目开始，学习能力就大大加强，而人的学习能力更为突出。由灵长目开始，大脑皮层的联系区就发展了，而在人类，这个联系区就特别发展。因此，不得不令人想起，灵长目以上的动物的学习能力（主要是推理及符号化过程）是与大脑皮层联络区有关的。这一点基本上得到了证实。例如在猴子的延迟测验中，只要把皮层的额叶破坏，猴子甚至不能维持几秒钟的延迟。也有试验证明，颞叶中的联络区对于学习套的学习是重要的，枕叶中的视觉联络区对于涉及物件的视觉辨识的学习是必需的。

我们对于人脑的损伤做了许多的观察（主要是对战争中伤兵的观察），这些观察证明了联络区对学习的重要性。例如，额叶损伤之后，理智会发生缺陷，如对双交替试验的能力的丧失，及失去了与具体能力相对的抽象能力。这样的人能喝水，但不会用一个空杯子假喝水，也不会在不存在的黑板上做写字的动作，但有黑板及粉笔时他就能写字。例如，在视觉联络区受到损伤时，病人就会有视觉不识症，他能看见，但是不能认识见到的东西。在顶叶受伤时，不识症甚至可以涉及触觉和视觉，如不认识自己的手是属于他自己的，以及不会做一个有意义的动作，但是其它方面均正常（即在所有这些情况下，病人的感觉能力与运动能力都可能是完全正常的）。

可以肯定的说，推理及符号化过程的产生是与大脑皮层联络区的发生有关的，因此也只有在灵长目以上的动物才有。但是详细的神经机制还有待研究。

总之，学习是造成神经改变的，这些改变可能涉及到整个脑部，而以大脑皮层为主。而其改变乃是复杂的，有的学习可能涉及几种改变。尽管我们对于其具体情况还不了解，上文所述的一些建议（形态上及生理上的改变）都值得进一步的研究。

总结 本文中讨论了各种动物的行为，说明了行为的适应性意义。叙述了在各种动物的行为中，由最简单的、定型的、天赋

性行为（趋性、反射、本能等）到学习与利用经验的行为，最后谈到最复杂的推理、解决问题及符号化行为。指出天赋性行为都是定型的，也即基本上是由外界刺激决定的，在本能中，外界刺激及内部环境共同决定着行为。从扁形动物开始能学习及利用经验。叙述了各种学习行为（印随学习、习惯化、条件反射、尝试与错误），但是在只具有这些学习行为的动物中还沒有完全从外界刺激中解放出来。它们的多数行为还是反射、本能等等。只有到了推理阶段（在动物中，由灵长目到人类），行为不再是受严格的刺激控制，而只由信号（刺激作为一种信号）或符号引发，完全利用经验、形成概念、进行洞察来解决问题（或适应环境）。

复习思考题

1. 什么是行为？行为的物质基础是什么？

2. 如何区别①天赋的、比较定型的简单行为、与②利用经验的通过学习的行为？

3. 举一些趋性行为的例子。

4. 如何区别反射与自动行为？

5. 什么是本能？它的特点？举一些例子？

6. 本能与动机行为的相同点与差异。

7. 各举一例说明印随学习及习惯化。

8. 说明条件反射的四条定律。

9. 什么是尝试与错误学习。为什么它是利用经验、通过学习的行为？

10. 举几个例子说明原则学习（有条件的反应，学习套及奇件学习）

11. 举例说明双交替试验及三盘问题。

12. 动物有哪些社会性行为，它们具有什么适应性意义？

13. 学习行为的进化过程。

14. 学习的神经机制。

第九讲　生命的起源和进化

赵　寿　元

一、生命是什么

自然界中存在着形形色色的物体。按其性质来分，可以分成两大类：一类是生物；另一类是非生物。生物具有生命。那么，生命是什么？

关于生命的本质，这个问题，不仅在研究生命起源的自然科学领域里占有重要地位，而且也是一千多年来各个哲学流派的意识形态争论中的一个焦点。一种观点认为生物与非生物之间有一条不可逾越的鸿沟，把两者绝对割裂开来；他们指出，由于在生物体内存在一种“隐得来希”的超自然的、神秘的、非物质的“活力”，在这种“活力”的激发下，非生物变成为生物，表现出生命现象。在某种意义上说，这种“活力”是不可知的，是灵魂的同义词。这种被称为“生机论”或“活力论”（“vitalism”）的观点，已经很少有人附和了。

另一种是与之截然相反的观点，即认为生命与非生命之间并无本质的差别，生命现象完全可以用生命物质的物理、化学运动规律来解释。十七世纪时，笛卡儿就提出了“动物是机器”的论点。随着自然科学的进展，物理、化学、数学等方法和概念日益渗入生命科学领域，发现生命的一些基本特性如代谢、生殖、遗传、运动等，都可以用研究无机界得出的物理、化学的规律来合理地加以说明，甚至连思维、意识等人类特有的生命特征，也可从电学、信息论、控制论等方面入手，探索其活动规律。这种认

为生命活动可用构成生命体的生命物质的物理化学运动规律来说明的观点，被称为“还原论”（“reductionism”）或“归结论”。“还原论”认为，如果目前有些生命现象还不能用物理化学规律来解释，那是由于我们对物理、化学的研究还不够深入，并不是生命现象超越物理、化学的基本规律而有其自身固有的规律。这种观点在自然科学界是相当流行的。

除此之外，还有第三种观点。那就是认为自然界的物质的运动形式可分为机械运动、物理运动、化学运动、生命运动和社会运动五个层次。这些运动形式彼此之间有着联系，高一级的运动形式由低级运动形式发展而来，因而包含着低级的运动形式，但又不能等同于、或完全归结为低级运动形式。因此，这种观点既反对有神秘的“活力”，又反对完全用物理、化学规律来解释生命现象。认为生物和非生物既存在着联系，又是有本质的区别；生命运动既包含了物理、化学运动，又在质上具有新的内容，出现了生命所特有的特殊运动形态和其自身的规律。目前，这种观点主要同“还原论”尖锐对立。在论争中，“还原论”者要求对方能提出既区别于神秘的“活力”，又能证明确实存在超越物理、化学规律以外的生命特有规律的自然科学证据。

总之，有一点是可以肯定的，生物和非生物都是物质的，都是可以通过其运动形式来认识其本质的。

1. 生命的物质基础

（1）恩格斯对生命本质的论述　革命导师恩格斯在《自然辩证法》和《反杜林论》等著作中曾多次指出：“生命是蛋白体的存在”。这是我国目前学术界普遍引用的生命的定义。

蛋白体是什么？限于当时的自然科学水平，恩格斯指出这是不同于普遍蛋白质的“一般的名称”，有时则指出这是“原生质”；并强调：“这种存在方式本质上就在于这些蛋白体的化学组成部分的不断的自我更新”，“这个存在方式的基本因素在于和它周

围的外部自然界的不断的新陈代谢，而且这种新陈代谢一停止，生命就随之停止，结果便是蛋白质的分解”。

恩格斯关于生命的本质的这一理论概括包含两个基本内容：一是把生命同具体的物质——蛋白体联系起来；二是这种物质的存在方式就是进行自我更新。

恩格斯是在十九世纪的七、八十年代提出这一命题的。当时整个生物科学还刚处于萌芽时期，人们对生物大分子的认识还极其肤浅，还不了解核酸在生命活动中的功能。可是，尽管恩格斯曾不止一次地强调蛋白质是“生命的唯一的独立承担者”，“体现者”，但还是把生命本质定义为蛋白体的存在方式，而不是简单地说是蛋白质的存在方式。这表明从当时的自然科学水平来看，恩格斯的哲学概括是科学的，富有预见性的，与此同时，恩格斯也预见到了这一定义并不是终极眞理，他明确指出：“我们的关于生命的定义当然是不充分的，因为它远没有包括一切生命现象”，“要想眞正详尽地知道什么是生命，我们就必须探究生命的一切表现形式，从最低级的直到最高级的”。

（2）核酸和蛋白质　1892年，俄国植物学家伊万诺夫斯基首次发现了第一种病毒——烟草花叶病毒。后来人们又陆续发现了各种动植物病毒和细菌病毒，并且证明，病毒是一种非细胞形态的生命体，它们的结构非常简单，实际上就是由蛋白质和核酸两种生物大分子组成的核蛋白颗粒，不过核酸有两种，有的病毒含的是脱氧核糖核酸（DNA），有的则是核糖核酸（RNA）。蛋白质是病毒的外壳，核酸则是它的芯子。这种简单的核酸—蛋白质复合体，表现出了生命的所有基本属性。因此，人们提出核蛋白就是恩格斯所说的蛋白体。

可是，五十年代以来的一系列实验表明，病毒的两个基本组成起的作用不是等同的，核酸在生命活动中起着更为重要的作用。例如，赫希（Hershey）和蔡斯（Chase）用同位毒标记细菌病毒——噬菌体的蛋白质，发现噬菌体并不是整个身体都进入细

菌，而是通过尾部把 DNA 注入细菌细胞，蛋白质外壳则留在外面。过了几十分钟后，细菌细胞破裂释放出几十个或几百个噬菌体，每一个噬菌体非但含有 DNA，而且还有一个与丢弃在细菌细胞外面一模一样的蛋白质外壳。又如，如果把烟草花叶病毒的蛋白质和核酸两个部分拆开，然后分别单独去感染宿主——烟草。结果发现，单独的蛋白质部分不能感染宿主，其自身也不能繁殖，可是单独的核酸部分都能感染宿主，并能在宿主细胞里繁殖出具有蛋白质外壳的病毒。

上述这些事实表明，就感染宿主，自身繁殖和蛋白质合成来说，起主导作用的是核酸而不是蛋白质。特别是七十年代初，发现了“类病毒”以后，使人们对蛋白质的认识又进入了一个新的境界。

（3）类病毒的发现　类病毒是一些栽培植物的病原体。1971年，在美国工作的瑞士学者迪纳（Diener）首次发现了第一种类病毒——马铃薯纺锤体结节病原体。现在已知另外五种栽培植物的疾病——柑桔剥皮病、菊花矮化病、黄瓜白化病、菊花褪绿斑纹病和麻草矮化病也是类病毒引起的。

类病毒是已知病原体中最小的一种。它是结构独特的核酸生物，就是说，它只含核酸，而且现在已知的类病毒只含 RNA，它没有蛋白质外壳，可是它能象病毒一样地侵入宿主细胞进行自主性复制，但在感染组织中不产生病毒样核酸蛋白质颗粒。由于它也象病毒一样用核酸感染宿主，但其结构又与病毒有根本区别，所以引入了“类病毒”这个名词。

类病毒的分子量很小，只有 $1.1 \sim 1.3 \times 10^5$ 道尔顿，可从被它感染的宿主组织里分离出来，目前已知的类病毒是共价闭合成环状的单链 RNA 分子，或是线状的 RNA 分子，由于在分子内有很多互补顺序，所以在天然状态下因碱基高度配对而呈杆状。关于类病毒的分子结构，与宿主细胞间的相互作用等方面，目前还在进行详尽的研究①。

① 可参阅 Science，1979 年 205 卷 859—866 页。

类病毒的发现对生命本质的认识有很重要的意义。首先，类病毒是只含核酸的生物，根本不含蛋白质的外壳。可是它照样能表现出生命的基本属性，这说明核酸是生命的最基本的物质。而且到目前为止，还没有发现有那一种生物只含蛋白质而不含核酸，这就从另一侧面证明核酸的重要性。因此，恩格斯所说的蛋白体可从当前科学发展的水平赋予新的内容。其次，病毒和类病毒离开宿主细胞后便不再进行代谢活动，但此时它不是“死的”，而依然是“活的”，即使在化学方法提纯结晶后也还是“活的”，只要有适当的宿主，它仍可表现出一系列生命活动，这意味着“新陈代谢”这一活动还不是足以区别生命和非生命，而且病毒的代谢停止后，生命并未随之停止，而类病毒的代谢停止后，更没有蛋白质的分解。

因此，在恩格斯提出“生命是蛋白体的存在方式”这一论断以来，在自然科学领域里有了飞速的发展，在生命本质的研究方面也有了长足的进步；正如恩格斯所预见到的这个定义还“没有包括一切生命现象”还是“不充分的”；我们相信随着科学的发展，人们对生命物质的了解日益全面和深入，赋予蛋白体以明确的物质内容。

那么，区分生命和非生命的特征又是哪一些呢？

2. 生命的基本特征

生命物质是由非生命物质转化而来，两者之间既有联系又有区别，往往很难以唯一的一个标准来区分生命和非生命，但一般认为，生命活动至少有三个共同特性：代谢活动，自我复制，产生变异。

（1）生命活动的共同特性　生命物质通过代谢活动而表现出生命现象，但是象病毒、类病毒在离开宿主细胞不进行代谢活动时，也不能说它们不是生命物质。因此，代谢活动不能作为区分生命和非生命的唯一标准；尽管如此，代谢活动仍是生命物质

表现出生命现象时的共同特征。根据目前已知的实验资料，生命体的代谢至少有五个共同点：

（一）所有的细胞都利用多磷酸盐特别是磷酸腺苷传递能量。这些多磷酸盐是在光合作用或食物氧化中制成的。它们的分解同细胞所需产物的有机合成相偶合。

（二）细胞利用相似的反应路线合成相似的化合物——脂肪、糖类、蛋白质和核酸；这些化合物通过相似的途径降解而释放出能量。

（三）代谢反应主要由蛋白质催化；蛋白质是由二十种氨基酸组成的线状聚合物。在大多数生物中，这些蛋白质中的许多种都有可辨认的对应部分，即同源部分。同源蛋白质的氨基酸的顺序，功能和三维结构都是相似的。

（四）蛋白质是在细胞中通过一种复杂的编码过程被制成的。所有物体的蛋白质合成机构都是相同的。

（五）还有几种在生物界中普遍存在的小分子化合物参与代谢过程，其中包括：菸酸胺、吡哆醛、谷胱甘肽、胡萝卜素、血红素基团、类异戊二烯化合物、黄素类化合物和硫化铁等。

生命的第二个共同特性是繁殖或自我复制，凡是生物都能够自我繁殖产生出有相似的代谢功能的后代，从而使生命长期地、连续地生存下去。当然，所谓“自我复制”、“自我繁殖”不是一个孤立的，与周围环境无关的“自我”过程，而是在代谢基础上实现的。

生命的第三个共同特性是产生变异的能力，不管是单细胞生物如细菌和藻类，还是多细胞生物如霉菌、大象和人，都沒有两个是完全相同的，换句话说，在生物界变异是无处不存在的。正是由于有变异，生物才会有进化。

（2）生命与熵　理论物理学家薛定谔在《生命是什么？》①

---

① 中译本，1973年上海人民出版社出版。

一书中提出，一个有生命的有机体是以“负熵”为生，即不断地消除或减少当有机体活着时不得不产生的全部的熵，而当熵不断增加并趋于接近于最大值时，那就是死亡。这样，熵不断减少或“负熵”增加，就成了生命的本质。

熵是什么？熵是热力学第二定律引进的一种新的系统状态函数，在温度处于绝对零度时（－273℃），任何一种物体的熵等于零。当一个状态以缓慢的，可逆的，微小的变化进入另一状态时，熵就逐渐增加。举例来说，当一个固体熔解时，它的熵的增加数就是：熔化热除以熔点温度，由此，熵的单位是卡/度（摄氏）。

在无机界中，总的倾向是趋于增加熵；可是对于活的生命体来说，其特性则是减少熵，使其从分子的无规则的无序热运动中变成有序。这样，似乎是违背热力学第二定律。这引起了物理学家的很大兴趣，提出了生命有机体是一些开放系统，这些系统的存在取决于它们和周围外界环境发生连续的相互作用；通过开放系统就可以源源不断地获得大量的物质、能量和信息。如同薛定谔所说的，生命有机体作为食物的各种有机物中，物质的状态是极其有序的，因此，吃下食物或摄入养料后，就象是结构，生命是这个结构、系统所表现出的功能，是这个系统中各种结构的功能相互作用，达成某种平衡的结果；这个系统中的某一部分，或某一点上发生改变，都会影响整体的关系，从而迟早会由此产生出新的系统。此外，生命体的复杂的组成结构，只要分离出来，单个地认识其功能，就有可能最终弄清该系统的复杂功能。换句话说，不存在脱离物质结构的功能。这样就把“活力”排除在生命之外。

可是，也有人认为生命体最终既然都可用构成的物质的功能，物理、化学运动规律来说明，因此在生命和非生命之间很难划出明确界线。

现在列举一些有关生命本质的论述：“生命由三个基本要

素——物质、能量、信息所组成。信息是实体的不同于无序的任何时空排列或关系，生命的任何既非物质又非能量的要素都可归结为信息。三种要素不是截然分开的。生命的基本定律就是三种基本要素的那些定律，生命系统中的物质和能量遵循物理科学中的支配物质和能量的定律；信息产生的基本定律可在统计物理的涨落理论中找到，信息耗散的基本定律，可在热力学第二定律中找到。”

“生命是有序、统一同无序、解体相互斗争的一种属性”；

“生命是存在着的某种看不见的、但可识别的关系，有着自维持，自调节和自繁殖的能力”；

“生命是死亡的对立面”，“是对抗死亡的种种功能的总和”，可是“死亡”又是什么？

“生命是中和各种化学力的一种原动力，作用于分子之间的内聚力和吸引力”；

“一个系统如果它能给可遗传传递的信息编码，如果这种信息有时会发生改变，而且这种改变了的信息也是可传递下去的，那么这就是一个生命系统”。

当然还可举出种种说法。

这里可引出一个结论，即对生命本质的认识还有待深入，还必须随着生命科学研究的进展，随时总结和概括发现的新事实，引出相应的结论，使我们能更深刻、更正确、更完全地反映出生命的本质。

3. 生命进化的概念和机制

目前一般都承认宇宙、星体、地球和生物是经过漫长的历史演化的产物，而生物的进化比宇宙演化更为复杂。与生物有关的进化可分成两个阶段：一是化学进化；二是有机进化。化学进化也称前生命进化，那是在原始地球的物理化学条件下，由无机物转化成复杂的有机物，然后积聚起来产生与核酸，蛋白质相类似

的生物大分子；当这些大分子物质形成一个系统获得了信息复制和传递的属性时，就最终出现了原始生命体。有机进化是指从最简单的生命形态，经过由原核生物到真核生物，由单细胞生物到多细胞生物以及发展到人类自身的过程；当然，人类也还是在进化的。

进化学说或进化理论是系统地阐述生物进化的观点和理论，一般都包括两个组成部份，一个是进化概念；另一个是进化机制。进化概念一般都承认生命物质从非生命物质演化而来，生物从简单到复杂、从低级到高级渐进式地进化；生物界的多样性是从共同祖先遗传下来的不同种系经过许多代变化的结果。关于这方面的争论较少。可是，关于进化机制，即生命是如何从非生命转化而来，生物出现后又是如何进化的，由于进化是历时几十亿年的进程（表9.1），在时间和空间上都无法系统地加以再现和进行实验验证，古生物进化链中的一些环节已经缺失，必须依靠思维、推理来加以填补，因此就必然会出现不同的观点和存在争论。

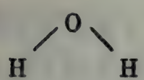
表9.1 太阳、地球、生物

进化的时间表

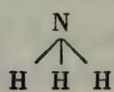
地球的起源	46亿年前
细菌和藻类的最古老的化石	34亿年前
最早的丝藻	20亿年前
最古老的有核细胞	10亿年前
海水无脊椎动物	6亿年前
鱼类和某些陆生植物	4亿年前
两栖类	3亿年前
中生代爬虫	2亿年前
哺乳动物	1.5亿年前
灵长类	2千万年前
人类	2—3百万年前

（1）生命从非生命转化而来的可能途径——化学进化 化学进化的途径在后面将作比较详细的介绍，这里只简要地提一下。

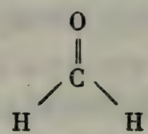
在四十多亿年前，原始地球是个无氧的环境，当时产生并积聚了数量极多的有机分子，形成了一种肥沃的营养液，在其中进行了最初的缔合反应，比如说，首先产生了小分子的核苷酸，然后出现一种原始的自复制单位。例如，原始地球的还原性大气中生成的分子至少有水、氨、甲醛、氰化氢和丙炔腈，氰化氢和氨在水溶液中很容易产生的唯一的分子是腺嘌呤，这是核酸的基本组成。在某个时刻，原始的自复制系统包上了一层保护性的外壳，与外界环境形成一个界面。出现这种情况的途径有三种，这就是：一、脂蛋白层在气水界面上卷曲成为小的囊泡；二、一滴水珠的四周被一层有机薄膜包住，形成凝聚滴，它们能改变形状和大小并进行分裂；三、氨基酸同熔岩的混合物经加热，在含盐的水溶液中可以产生“微球”，它可以改变体积，分裂和形成双层膜。



水



氨



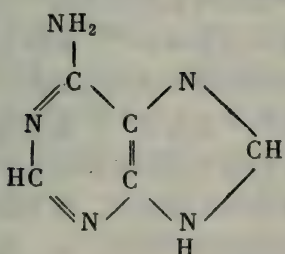
甲醛

$H-C\equiv N$

氰化氢

$H-C\equiv C-C\equiv N$

丙炔腈



腺嘌呤

事实上，这里存在两种看法：先出现核酸，还是先出现多肽、蛋白质，现在的一些实验证据，似乎表现在最原始的状态下，核酸的自我复制不一定要有蛋白质作为催化剂。这是1926年，缪勒（Müller）在国际植物学会上提出的生命起源的基因理论的

新发展。

（2）生物进化思想的形成和发展　“进化”含有连续性变化的意思，而且这种变化通常带有定向的成分，即朝一定方向变化的趋向。完整的进化学说最早是1809年由法国博物学家和哲学家拉马克（Lamark）提出的，他集中研究了长时间的变化过程，研究了他所认为的自然中最小的生物到最复杂和近乎完善的动植物，以至于人的演进过程。拉马克认为无机界和有机界的一切变化都是根据自然界的规律，并非由于神力的干预而发生的，“各种物种都是来自变种”，现存的一切物种都是由以前的物种逐渐演变来的，是千万年历史发展的结果。他试图用历史的观点、联系的观点、发展的观点来阐明生物界的进化和物种的起源，坚决反对神创论和不变论，同当时占统治地位的、以居维叶为代表的错误观点作斗争。

古生物学家居维叶（Cuvier）认为地球经历了多次巨大的灾变，每次灾变波及的地区，一切生物都灭绝了，以后又由上帝再创造出和以前不同的另一批新物种，灾变一次，创造一次。他以此来解释古生物化石出土的地层年代越古老，古生物遗骸的类型就越简单、低级，同现存生物的差别也就越大。这样，他虽然承认物种不是永远不变的，不是象林奈所认为的“上帝一开始创造了多少不同的形式，现在就有多少物种”，实际上还是神创论和不变论，是以上帝的多次创造代替一次创造而已。

拉马克反对居维叶的“灾变论”，提出进化学说，在生物学发展史上有重大贡献。但囿于他当时科学水平低下，缺乏充分的事实材料，所以他的学说中有错误的，主要有二点：一点是他认为生物体内有一种固有的趋向于完善、向上发展的动力和愿望；另一点是认为生物在环境的直接影响下，经常使用的器官逐渐发达，不使用的器官逐渐退化，这种后天获得的性状可以遗传下去，即所谓的“获得性状”遗传。

达尔文（Darwin）于1859年11月24日出版的《物体起源》一

书，以及1858年华莱士（Wallace）与达尔文两人的论文一起在伦敦林奈学会上宣读，标志着以自然选择为基本原现理的生物进化论的诞生。关于达尔文的进化论在后面还要作介绍，现在这里只简要归纳为四点内容。其中两点继承了拉马克的进化思想，第一点认为世界不是静止的，而是进化的，物种连续变化，新种产生，旧种灭绝；第二点认为进化过程是逐渐的、连续的，其中不存在不连续的变异或突变。除了这两点以外，另外两点是不同于拉马克的观点的。首先，达尔文提出了共同祖先的假设，认为相似的生物都是相互关联，从一个共同的祖先传下来的；他指出，一切哺乳动物都来源于一个始祖种；一切昆虫都有共同的祖先；事实上，他认为一切生物都可以追溯到一个单一的生命起源。其次，达尔文提出自然选择论，这是他的进化理论的关键；他认为，进化性变化既不是拉马克式的神奇动力所导致的结果，也不是简单的偶发事件，而是选择的结果。

当然，达尔文的进化论也不是完美无缺的，例如他忽视了突变在进化中的作用等。

本世纪二十年代，随着群体遗传学的进展，以杜布赞斯基（Dobzhansky）为代表根据染色体遗传学说、群体遗传学、古生物学等科学的概念加以综合，于三十年代到四十年代之际形成了“综合达尔文主义进化学说”，进一步发展了达尔文进化论。这个学说认为经过突变、重组、隔离等因素的相互作用，在自然选择的压力下，生物群体渐次分化，逐渐形成新种。这个学说的特点在于彻底否定了获得性状遗传，认为进化现象是群体现象，肯定了自然选择所起压倒一切的重要作用。

六十年代末，由于分子生物学的迅速发展，可以从生物大分子的组成上比较分析不同物种间的亲缘关系。木村（Kimura）、金（King）和朱克斯（Jukes）等发现了核酸、蛋白质的一些突变，并不总是影响生物大分子的功能，对生物体并不一定产生影响，因此，这种突变不受自然选择的作用，是选择“中性”的，认

为生物的进化是这种“中性突变”在自然群体中随机“遗传漂变”的结果。这个学说被认为是向以自然选择为基础的达尔文主义进化论的挑战，被称为“非达尔文主义进化论”（“Non-Darwinian cvolutionary theory”）。在后面再作详细讨论。

二、地球上生命的起源

根据用放射性同位素方法测定的地球年龄为46亿年。现在已发现的最古老的生物化石的年龄为34亿年。这说明，在地球形成后的10多亿年内，在地球上已出现了某种原始生命，也就是说，目前地球上的生物是从在原始地球上形成的这种原始生命进化而来的。

当然，也有人提出生命可能根本不是地球上产生的。如十九世纪时流行的宇宙生源说，认为生命可以通过微生物孢子的形成从一个太阳系传播到另一个太阳系。最近，克里克（Crick）和奥吉尔（Orgel）提出了一个更为大胆的假设，认为地球上的生命是由住在其它太阳系的智慧生物有意播种的，这些太阳系的演化阶段比我们所处的太阳系要早几十亿年。

不管怎样，即使地球上的生命是“天外来客”的后代；那么，这种“天外来客”也一定是在温度、组成与原始地球沒有明显差别的某一颗行星上起源的。所以眞正的问题在于弄清楚，生命是怎样在原始地球的条件下产生的。

1. 原始地球的条件

曾经有人设想太阳系中的太阳和行星，是由炽热气体云聚集而后冷却形成的。不过，也有人认为更可能是以冷气体云、尘粒和碎片等组成的原始星云为起点，通过旋转而变扁平，然后在中心处演化成一个原始太阳或浓缩核。接着，这种云由于引力能的释放，以及在较小程度上由于这种云的某些原子的放射性而变得

温度升高。当太阳系在旋转着的扁平云中心聚结时，在离中心不同距离处的局部的非均匀性，就成为行星生成的聚合点。图 9.1 是原始星云的一幅简图，表示中心太阳凝聚，它的四周是扁平的尘气圆盘，在离太阳凝聚中心不同距离上形成行星的聚合点。

形成太阳和地球的气体尘埃主要是氢、氖和少量甲烷，H_2O 和 NH_3，硅酸盐和铁化合物。随着凝聚过程的进行，气体尘埃的温度逐渐上升，H_2O 和 NH_3 变成液体，受这些液体湿润的固体形成凝聚体的核心。原始行星凝聚体的中心温度可达 2000°K。此时包围在原始地球的大部分气体逸散到宇宙空间，再由原始地球内部喷出大量气体，形成第二次原始大气。

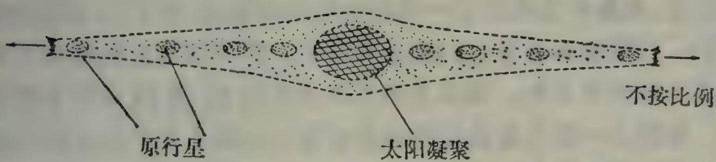


图9.1 表明中心太阳凝聚，四周包围着“小的”（太阳质量的1～10%）尘气星云

一般说，地球慢慢地在重力上分化出几个层次，最核心是由铁和镍占大部分的地核，外面是由铁和硅酸镁为主的地幔，再外面是一层薄薄的大部分由较轻的硅酸盐形成的地壳。然后是一个含水的水圈和气态的大气层。

（1）原始大气　原始地球的大气中含有水蒸汽，从金属碳化物分解产生的甲烷（CH_4），从氮化物来的氨（NH_3）和氮，并且含有硫化物来的硫化氢（H_2S），完全有可能含有氢。占现在大气20%的游离氧，在当时基本是不存在的。原始大气在化学上是还原性的。

生物学的理论有力地支持这个还原性大气层的模型，因为只有在这种还原性的大气圈中，才有可能产生生命。

生命起源只有在大容量的有机分子的“浓汤中，经过漫长的时间，并暴露在能源（如闪电轰击、紫外线辐射）和表面效应（气——水界面、晶体界面）之下才有可能。迄今为止，在实验室里只是在还原性大气中，才成功地产生了生命起源所必需的有机分子，而且只有这种条件下，这些有机分子才能长期积累和保存下来。在那时，最早的生命只能是依靠现成的“有机”食物为生的异养生物，因此只有长期保持还原性条件，才能使原始的异养生物进化到出现光合作用。终于演变为自养生物。另外，现有生物机体的生理学研究也支持早期地球大气层是还原性的。我们知道，我们这些依赖游离氧为生的生物，是依靠酶保护了每个细胞的功能使之免受氧这种活泼元素的干扰，才在高度氧化的环境中生存。大肠杆菌和其它一些微生物是厌氧菌，它们沒有这种酸的保护，所以游离氧对它们有致死效应，所有厌氧生物在化学上比需氧生物要简单些，而且几乎只限于今天活着的最简单的有机体，如很大一部分细菌和许多种蓝藻，这就从几个方面提示原始地球是还原性大气。

游离氧的主要潜在来源是水，使氧从与氢的结合中释放出来的途径有二：一、是紫外线辐射，二、是光合作用。紫外线辐射引起水的光解产生氧和氢，可是只要存在游离的氢，也难以形成氧化的大气层，而且这种光解作用在早期就停止了，因为游离的氧分子（O_2）有一部分转化成为臭氧（O_3），而臭氧可吸收紫外线辐射，目前紫外线几乎全部被大气层外缘的“臭氧保护层”所阻止了。所以据计算，通过水的光解作用大气可能获得的最大氧含量是现在大气水平的0.1%。光合作用是大气中游离氧的主要来源，蓝藻等是最早荧光作用的生物。由于到达地球表面的紫外线辐射的量同大气层中的氧含量成反比，当氧水平是现在大气水平的0.1%时，要在水深10公尺以下，生物才能生存；当氧水平是现在大气水平的1%时，水深超过几公分的地方大多数生物可以生存；当氧水平是现在大气水平的1%以上时，生物才能离开起

保护作用的水面而定居到阳光充足的陆地上；所以，蓝藻等的进化导致了更为氧化的大气层和水圈，使生物界进一步繁荣昌盛。

这样，地球的大气层也有一个演化过程，而且同生命的起源与进化密切有关。霍兰（Hollamd）把大气层的演化分成三个阶段（表9.2）。原始地球初期（地球产生后的最初5亿年）的大气

表9.2 原始大气组成的变化

	第一阶段	第二阶段	第三阶段
主要成分 $P>10^{-2}$ 气压	CH_4 H_2(？)	N_2	N_2 O_2
少量成分 $10^{-2}>P>10^{-4}$ 气压	H_2(？) H_2O N_2 H_2S NH_3 Ar	H_2O CO_2 Ar	Ar H_2O CO_2
微量成分 $10^{-4}>P>10^{-6}$ 气压	He	Ne He CH_4 NH_3(？) SO_2(？) H_2S(？)	Ne He CH_4 Kr

P：分压

是极其还原性的，以甲烷和氢为主要成分；到了地球的中期，即地幔中的金属铁下沉为地核时，地球内部喷出的气体失去了还原性，以 H_2O 和 CO_2 为主要成分，这个时期持续了15亿年；到了地球后期（从26亿年前到现在）出现了过去没有的游离氧，这主要是由植物光合作用产生的（据估计现在每年通过光合作用进入大气的氧约为 5×10^{16} 克），在这段时期内，氧继续向外层空间逸散，大气上层的水经光解仍不断产生游离氧，于是，大气逐渐变

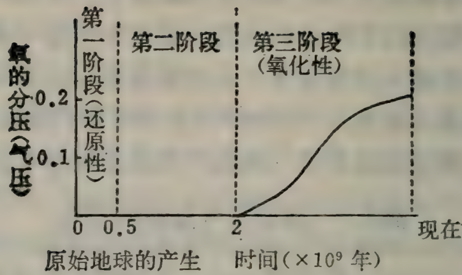


图9.2 原始大气变化的三个阶段，游离氧的产生

为氧化性的过程就不断地进行下去。图9.2概括了这一过程。

（2）元素 地球的上层部分可分成岩石圈、水圈、气圈和生物圈。生物圈指介于岩石圈和气圈之间，并广泛分布于水中的生物而言。生物由水分、灰分和有机物构成，有机物是指碳的化合物，含有C、H、O、N、P等元素。生物体中的元素比较简单，约有二十种，也就是说，原始地球上具备了这些元素，就为生命起源准备了物质条件。

生物体中的元素含量在1%以上的有H、C、N、O、P、Ca；含0.05～1%的有Na、Mg、S、Cl、K、Fe；不足0.05%的微量元素有B、F、Si、Mn、Cu、I、Zn、Co、Mo。

从量的角度来看，C、O、N、H、S占生物体的95%以上，再加上Ca、P、Na、K、Cl和Mg，达99.9%以上。在生物元素中，C、H、O、N、S、P组成了核酸、蛋白质、糖、脂肪等生物有机物质，既是生物体结构的基础，又是能量的源泉。Na、K、Ca、Mg和B等元素主要参与物质转换的调节，Mn、Fe、Ca和Zn等元素参与氧化还原反应，作为酶的成分以促进生物体内的生化反应。表9.3以人体的元素组成为例说明生物所需的化学元素。

将构成生物体的元素与地球中的元素相比较时，原始地球上存在生命所需的元素。原始地球上所含的主要元素有O、Si、Mg、

表9.3　人体的元素组成

元　素	%	元　素	%
O	65	Cl	0.15
C	18	Mg	0.004
H	10	Fe	0.004
N	3	Cu	0.00014
Ca	1.5～2.2	Mn	0.00013
P	0.5～1.2	I	0.00004
K	0.35	Co	……
S	0.25	Zn	……
Na	0.15		

S、Na、Al、P、H、C、Cl、F、N、Ar、Ne、Kr、Xe 等。

（3）能量　原始地球上简单的无机物反应生成复杂程度不等的有机物，最后出现原始的生命体，这都需要有能量供应。能量的来源有：

（一）热能　在地球凝聚过程中产生了很高温度。在高温下，水蒸汽解离成氧和氢，解离出来的氧与金属铁反应；甲烷和水反应生成一氧化碳和氢；一氧化碳与氨很易生成氰化氢。此外，一氧化碳与氢形成高级碳氢化合物；甲烷经热分解生成各种不饱和碳氢化合物、芳香族碳氢化合物；再和氨生成各种含氮化合物。烯、氢和一氧化碳还可合成羰基化合物。这些物质可同 NH_3、H_2O 和 H_2S 通过非生物的途径生成各种复杂的有机物。

（二）太阳能　包括可见光、紫外线、电子、质子、X 线。虽然由太阳来的能量最大，但大部分是在可见光和红外线光谱区，这部分光子沒有足够的能量可建立或断裂化学键。另外，甲烷和其它小分子碳氢化合物、水、一氧化碳和二氧化碳只能吸收小于200毫微米波长的紫外线。但是，氨和硫化氢可吸收较长波长的紫外线，氨可达220毫微米，硫化氢可达240毫微米。因此，这两种气体在原始大气中起着太阳能收集器的作用。总之，短波

长的紫外线对产生小分子有机物或其前体是有效的，但不适合于形成复杂的有机物或高分子。

太阳辐射中的质子和电子，如今称为太阳风。原始地球上的还原铁未形成地核而分散在地幔中，还沒有地磁，所以太阳射来的带电粒子一定比现在更强烈地倾注到原始大气中。

（三）放电　雷电的电流平均是 2 万安培，因为是高电流会局部产生高溫；局部高溫也能放射紫外线，进而发生冲击波。所以，放电可看作是电流、高溫和紫外线的混合能源。

（四）放射性元素的辐射　在地球內部特别是在地壳中的放射元素的 α、β、γ 射线的能量，据估计在40亿年前2.8卡/平方厘米·米，现在则是0.8卡/平方厘米·年。一般认为，这些放射性元素衰变的能量，差不多全变成了热能，消耗在提高地球內部的溫度过程中了。

（五）冲击波　如陨石的冲击波。陨石在飞行中的平均速度是12公里/秒，地球的公转速度是30公里/秒，因此陨石正面冲撞

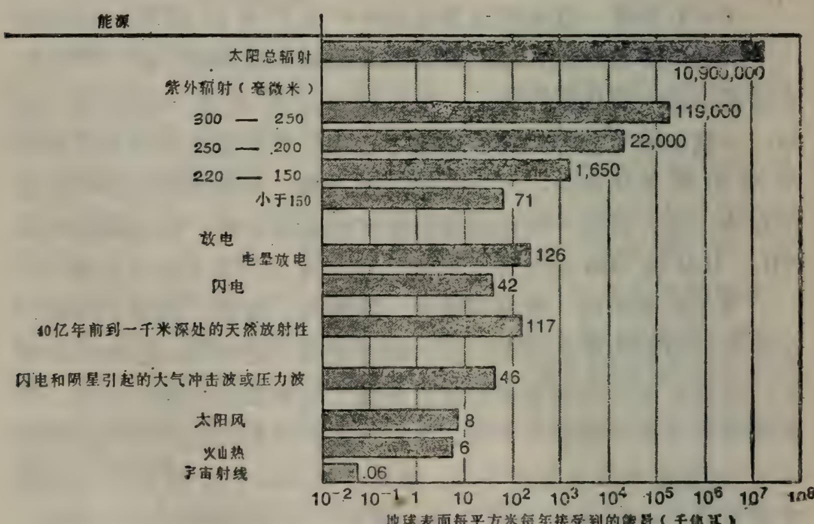


图9.3　地球原始大气中供化学合成的各种能源

地球时，其相对速度为42公里/秒，如地球从陨石后面撞上时是18公里/秒。这种速度都是极大的，陨石穿过大气时会产生几千度到几万度的高温，有利于有机分子的合成。闪电也会产生冲击波。

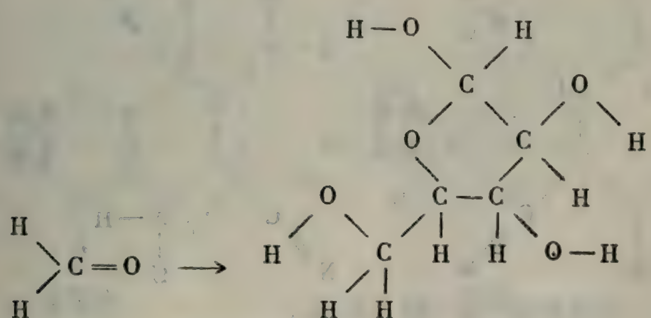
在原始地球上存在六种能源（图9.3），由于这些能的作用，既生成了有机物，也分解了有机物，为生命的出现，准备了并积累了各种有机物质。

2. 生命分子的合成

生命分子的出现可以分成三个阶段：第一阶段是合成小分子的生物有机分子，并且积累起来；第二阶段是积聚起来的小分子生物有机分子聚合产生了与核酸、蛋白质相类似的生物大分子；第三阶段是生命出现，并开始进化。

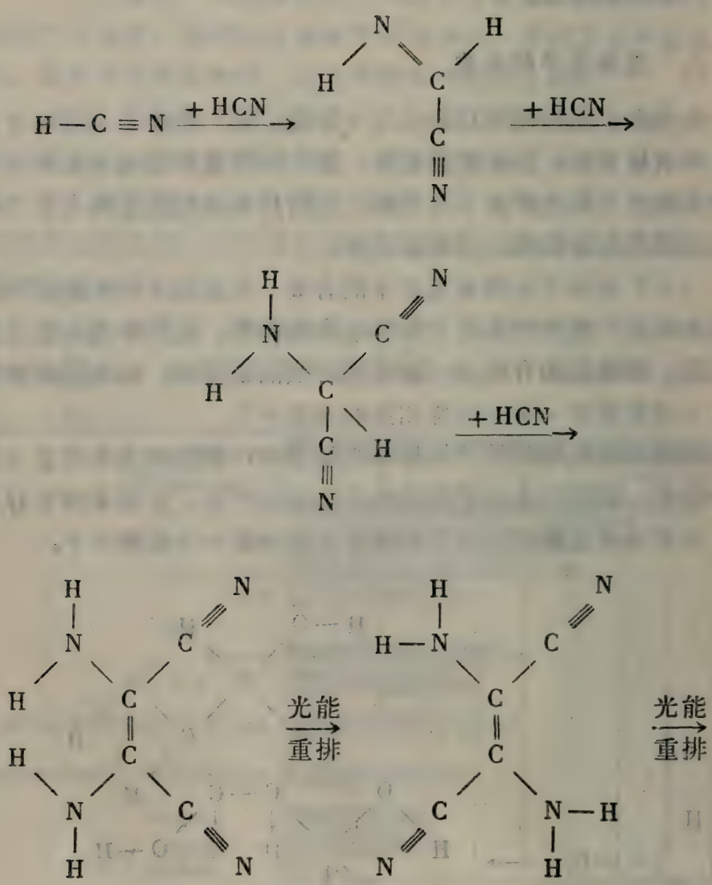
（1）小分子生物有机分子的合成　在原始大气和海洋中，先是合成了一些生物小分子作为生命的前体，它们中间有组成核酸的糖、磷酸盐和有机碱；组成蛋白质的氨基酸；构成膜的脂类以及一些象黄素一类有特殊用途的有机分子。

核酸的组成包括糖（核糖和脱氧核酸），磷酸根和有机碱（嘌呤和嘧啶）。糖可以通过甲醛的缩合反应而产生，反应步骤有好几步，但可以简单概括为五个甲醛分子聚合成一个核糖分子：

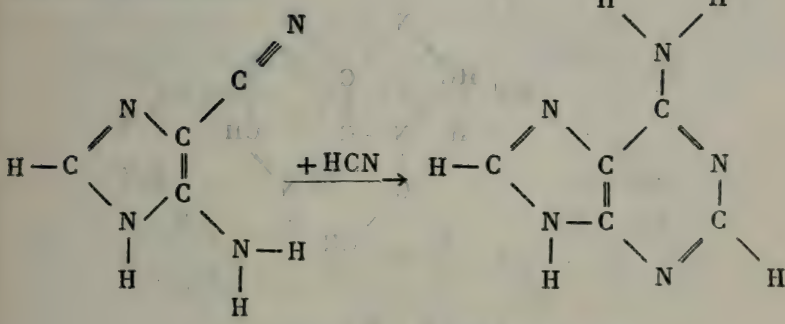


甲醛（×5）　　　　核糖

有机硷中最容易合成的是腺嘌呤，它是氰化氢的五聚体：5个HCN分子产生$C_5H_5N_5$。很可能先由4个HCN形成四聚体：二氨基顺丁烯二腈；然后，这种分子在光照下重排再加入一个HCN分子，就形成了腺嘌呤：

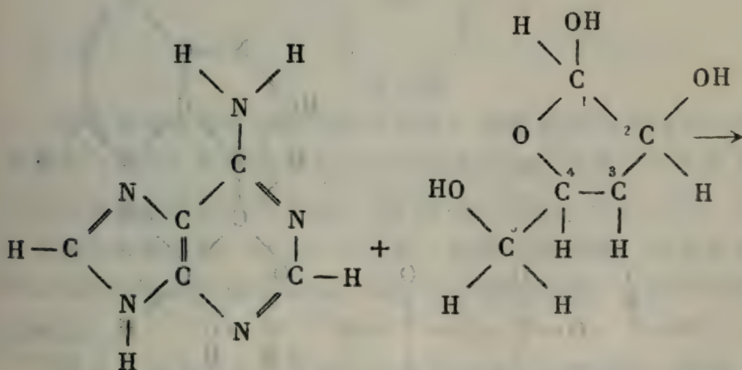


二氨基顺丁烯二腈 $(HCN)_4$

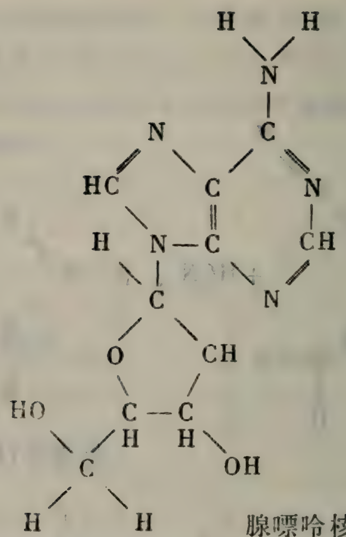


腺嘌呤(HCN)₅

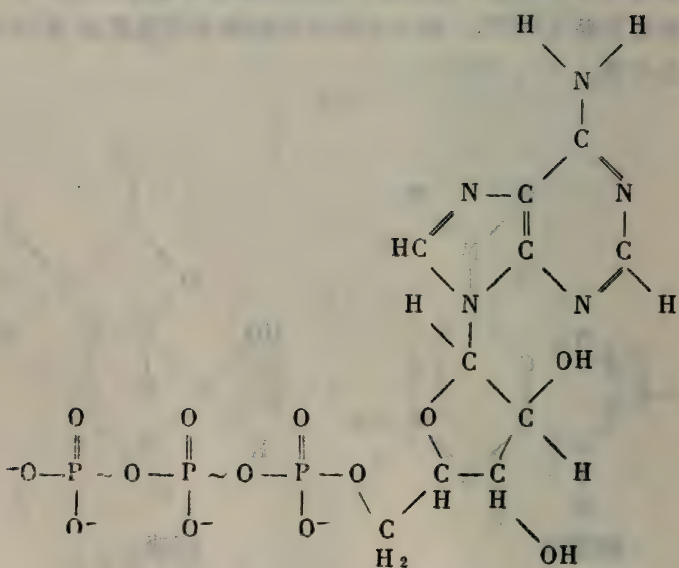
当腺嘌呤与核糖分子连结时，就得到腺嘌呤核苷，再加上一个三磷酸核苷酸（ATP），所有生物体内的能量转换都要通过这种分子进行的。



腺嘌呤　　　　核糖

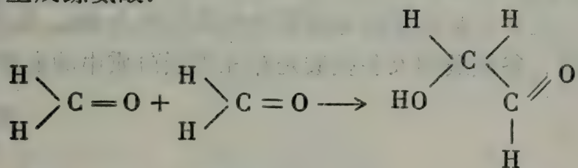


腺嘌呤核苷

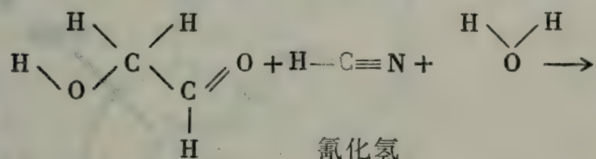


腺嘌呤三磷酸核苷酸（ATP）

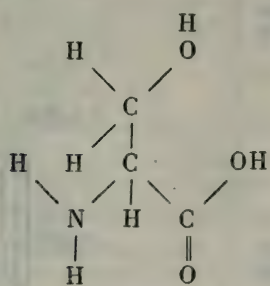
同样地，构成蛋白质的氨基酸也是可以通过一些简单的反应而产生，如两个甲醛分子生成一个羟乙醛分子，羟乙醛加氰化氢加水就可生成丝氨酸：



甲醛　甲醛　羟乙醛



羟乙醛　氰化氢



丝氨酸

在有关前生命化学进化的讨论中，都要谈到米勒（Miller）和尤里（Urey）在芝加哥大学设计的模拟原始地球大气条件用以合成有机化合物的有名实验。他们证明，在氢、甲烷、氨、水的混合物中火花放电，可以产生乙醛、羧酸和氨基酸。如果是含有CO、CO_2和N_2的气体混合物，如没有游离氧存在，也会产生同样的物质。

图 9.4 是米勒和尤里的火花放电装置。将烧瓶(A)加热，使烧瓶里的水缓缓沸腾，驱动气体在仪器内进行闭路循环；在(B)中放电（约60,000伏），生成物通过冷凝管（C）冷却，凝缩物通

过⊔形管（D）迴流到烧瓶(A)。反应气体一面循环一面通过放电处理几天到一个星期。火花放电实验的产物包括了在生物体中发现的化合物，也包括有结构相似，但在现存生物中尚未发现的化合物。表 9.4 是火花放电实验中生成的化合物，其中甘氨酸、丙氨酸、谷氨酸和天冬氨酸是存在于蛋白质中的氨基酸。

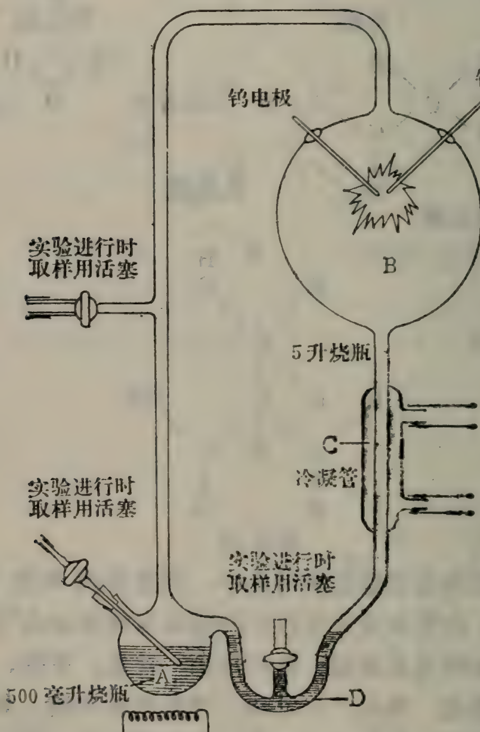


图9.4　米勒的火花放电装置

这里还要提到旋光性问题。旋光性是指有些分子能沿相反方向旋转偏振光，这些分子有互为镜象的两种构型即 D、L 型。现代所有的生物体都只含有 L-氨基酸，单糖类主要属于右旋构型。

表9.4 火花放电实验生成的化合物

化合物	结构式	产　量（微克分子量）
甲酸	HCOOH	2330
甘氨酸	H_2NCH_2COOH	630
羟基乙酸	$HOCH_2COOH$	560
丙氨酸	H_2NCHCH_3COOH	340
乳酸	$HOCHCH_3COOH$	310
β-丙氨酸	$H_2NCH_2CH_2COOH$	150
醋酸	CH_3COOH	150
丙酸	C_2H_5COOH	130
亚氨酸	$HOOCCH_2NHCH_2COOH$	55
肌氨酸	$HNCH_3CH_2COOH$	50
α-氨基丁酸	$H_2NCHC_2H_5COOH$	50
α-羟基丁酸	$HOCHC_2H_5COOH$	50
琥珀酸	$HOOCCH_2CH_2COOH$	40
尿素	H_2NCONH_2	20
N-甲脲	$H_2NCONHCH_3$	15
亚氨基乙丙酸	$HOOCCH_2NHC_2H_4COOH$	15
N-甲基丙氨酸	$HNCH_3CHCH_3COOH$	10
谷氨酸	$H_2NCHC_2H_4COOHCOOH$	6
天冬氨酸	$H_2NCHCH_2COOHCOOH$	4
α-氨基异丁酸	$H_2NC(CH_3)_2COOH$	1

完全由左旋氨基酸组成的聚合物，在热力学上比右旋和左旋氨基酸混合组成的聚合物更为稳定。关于旋光性的起源与作用有种种说法：有认为旋光性可能与宇宙不守恒有关，即是物质不对称本性预先决定的（Fox, Ulbricht）；也有认为生物体最初选择了L构型氨基酸而未选择D型，或选择了D型单糖而未选择L型纯粹是偶然的机遇。关于这个问题还未得出明确结论，还在继续研究之中。

（2）大分子生物有机分子的合成　大分子的起源，如核酸和蛋白质的起源是引人注目的一个重大问题。在原始地球的条件

下合成寡核苷酸已有许多报道。舒拉姆（Schraman）和舒瓦茨（Schwatz，A.）单用加热单核苷酸的方法得到聚核苷酸，即用乙基偏磷酸盐在50℃下使核苷酸进行缩合反应，以20%左右的产量得到聚核苷酸，而且核苷酸的连结为3′—5′。不少生物学家提出核酸是生命出现的基本前提，它可能早于蛋白质的出现，它的合成和自复制在最初时可能不需要蛋白质作为催化剂。最近一些研究倾向于认为核酸中最先出现的是RNA，因为RNA更适合于成为合成蛋白质所必需的核糖体的组成成分；另一些人则认为转移RNA(tRNA)是RNA中的最早形式，因为它是合成蛋白质时携带氨基酸所必不可少的。其它还有根据病毒的情况认为mRNA是最早出现的；或最早出现的是RNA和DNA的随机混合物等。当然，这些都还需要有进一步的实验验证。

关于蛋白质的起源，也有认为是通过氨基酸缩合成类蛋白质。可是，所有的缩合反应几乎都是脱水反应：

$$H_2N—CH_2—\overset{\overset{\displaystyle O}{\|}}{C}—\boxed{OH + H}NH—CH_2—\overset{\overset{\displaystyle O}{\|}}{C}—OH \xrightarrow{-H_2O}$$

$$H_2N—CH_2—\overset{\overset{\displaystyle O}{\|}}{C}—NH—CH_2—\overset{\overset{\displaystyle O}{\|}}{C}—OH$$

我们相信在原始地球上有大量的水，要在一片汪洋中脱水是很困难的。因此，提出了一种可能的反应途径，即组成成分的干热法。氨基酸水溶液蒸发干燥，创造一个无水环境，然后发生脱水反应。因此有人认为火山活动与生命起源可能很有关系。但是奥吉尔（Orgel）认为火山活动在时间和空间上的分布都是有限的，很难设想火山区具有生命起源所必需的连续。所以他提出热而干燥同冷而潮湿交替出现的地方很可能是进行缩合或聚合反应的地方。奥吉尔指出，在典型的沙漠里，夏天曝晒五、六个小时后沙粒或岩石表面的温度可达摄氏70度，在死谷记录到的紧密严实的

沙堆里的温度达摄氏91度，这提供了在高温和干燥条件下进行反应的可能性。潮湿而低温的条件下则可使另一些反应在低温和溶液状态中进行，并把产生的类蛋白积累起来冲回海洋。福克斯（Fox）把氨基酸混合物加热到60℃，在多磷酸存在的条件下，经过一天左右就可得到他所说的热类蛋白。倘若氨基酸中占优势的是酸性氨基酸或硷基氨基酸，并有带电荷的侧链，福克斯的方法可得到由200多个氨基酸组合的聚合物。

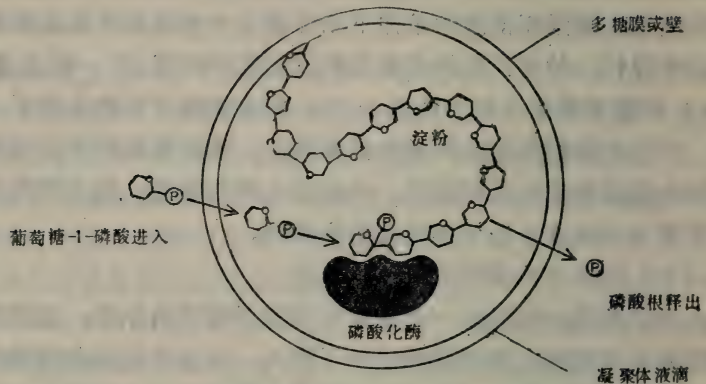
（3）大分子物质形成多分子体系

大分子物质必须通过一个界面与周围环境明确分开，这样才能避免由于被周围介质所稀释以致于消失，这也许是生命起源的一个重要步骤。奥巴林（Oparin）和福克斯及其二人的同事对这个问题进行了研究，分别提出了大分子物质形成多分子体系的模型。

团聚体——奥巴林学说

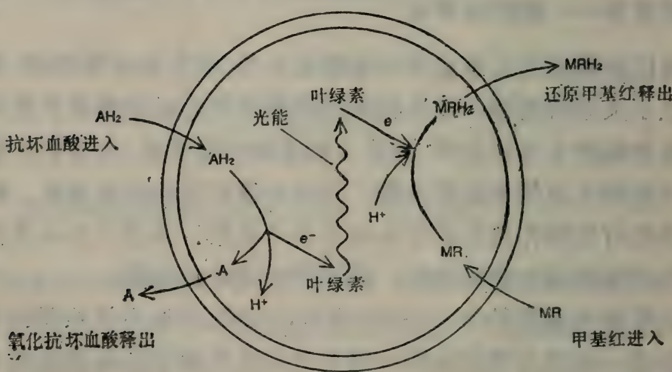
奥巴林提出的生命起源学说的要点是：在生物出现以前，地球上存在了大量有机物，有机物经过复杂的进化过程形成了生命。构成生物体的主要元素碳，随着太阳系和地球形成、地壳变迁等依次由无机物生成简单的有机物，到构成现在生物的氨基酸、糖类等复杂的有机物和蛋白质等生物大分子物质，再进一步从多分子体系的胶体体系生成团聚体，直到产生生命的物质。

团聚体小滴直径为1—500微米，由聚合体小滴外围部分增厚而形成一种膜与周围介质分隔开来。奥巴林等已能使团聚体小滴具有原始代谢特性，使之能稳定存在几小时到几个星期，并能使之无限制地增长和繁殖，只要给以必要的“食物”。奥巴林等把磷酸化酶加到含有组蛋白和阿拉伯胶的溶液中，酶就在团聚体小滴中被浓缩，如果随后在周围介质中加入葡糖-1-磷酸，就扩散进入团聚体，并被酶聚合成淀粉；团聚体体积增大，葡糖-1-磷酸中的磷酸键提供聚合所需能量，聚合时释放出的无机磷酸盐



葡萄糖-1-磷酸 —磷酸化酶→ ～（葡萄糖）$_n$～ + ～ $_n$HPO$_4$
n（葡萄糖-磷酸） 淀粉 磷酸根

（A）



（B）

图9.5 A—团聚体内的聚合作用能使小滴壁膜增厚和小滴长大；
B—团聚体小滴模拟光合作用的模式。（说明均见正文）

作为废物从团聚体中扩散出来（图9.5，A）。团聚体小滴变得太大时，会自发地破碎成几个子滴，那些碰巧得到磷酸化酶分子的子滴就能继续生长，只是速率较低。如有某种方法给小滴制造出

更多的磷酸化酶分子，并有足够的葡糖-1-磷酸，就能长期地生存、生长和繁殖。奥巴林还曾报道了一种自动生长系统。他用组蛋白和 RNA 制成团聚体，再把 RNA 聚合酶加入团聚体小滴，把 ADP 作为"食物"加到周围介质中。在团聚体里，ADP 与 RNA 聚合酶相互作用生成多腺苷酸，ADP 提供能量，新的多腺苷酸增加了团聚体中 RNA 的总量，于是小滴生长并分裂成子滴。奥巴林还模拟了团聚体进行光合作用的试验（图9.5，B）。在试验中，把叶绿素加入团聚体小滴，甲基红和抗坏血酸作为"食物"加在介质里。抗坏血酸对于甲基红并不是一个足够强的还原剂。然而，当用可见光照射团聚体小滴时，叶绿素中激发的电子能还原甲基红，而从抗坏血酸中释放出的电子可以替换叶绿素中的电子。这样，在光子能的作用下，抗坏血酸能使甲基红还原，其过程类似于在绿色植物进行的光合作用中水分子在光子能作用下，把 NADP 还原为 NADPH。

微球体——福克斯学说

福克斯研究热类蛋白发现它有一个特性，即在浓缩的水溶液中加热到130—180℃时，能自发地聚合成直径为1—2微米的微球体；虽然没有脂类存在，许多微球体都能发育出一层外膜，类似细胞膜的双脂质层。在适当的条件下，微球体消耗溶解的类蛋白而实现生长，并以一种极类似于细菌生长分裂的方式进行增殖。

福克斯指出，与奥巴林的团聚体相比较，微球体的大小均一、形状相同、稳定，有在许多细菌种群中看到的群聚倾向；在高渗、低渗溶液中相应地收缩和膨胀；可被染色成革兰氏阴性或革兰氏阳性，后者主要是由于含有丰富赖氨酸类蛋白的缘故。表9.5是微球体与现代细胞相似的特性。

福克斯还发现，微球体配制液能催化葡萄糖的分解，并能出现酯酶和过氧化物酶的功能；他认为这是微球体本身固有的催化活性，一些特定的酶也许就是从这种随机排列的聚合体演化而来

表9.5 微粒体与现代细胞相似的特性

1. 对固定、离心分离、切片的稳定性。
2. 显微大小差不多。
3. 形状不定，但本身大小一致。
4. 数量众多。
5. 可染色。
6. 表现出的渗透压特性。
7. 电镜下的超微结构，类似于简单的细菌。
8. 双层膜。
9. 分子通过双层膜的选择性。
10. 催化活性。
11. 缔合的型式。
12. 用"出芽"和分裂的方式进行繁殖。
13. 体积增大方式进行生长。
14. 游动现象。
15. 选择性地包含多核苷酸和硷性类蛋白质的现象。
16. 形成接界和相通的自然倾向。

的。

奥巴林和福克斯的实验只是模拟生命的起源，表明生命的行为和特性是出自物质分子的物理化学特性。可以想象在活细胞出现以前，原始海洋里充满了小滴，它们进行着特殊的化学作用，生存一段时间后又消失了，有些小滴偶然地含有能够诱发"有用的"聚合作用的催化剂，它们的生存时间就比较长些。在亿万年内，必定出现过小滴类型的强烈的化学选择作用，凡能从周围介质中摄取分子和能量，并加以利用的小滴；不仅能提高自身的存活率，而且能提高子代小滴的存活率。子代小滴是由于亲代小滴变得太大时分散而成的。这还不是生命，但已接近生命了。

3. 最简单的生命形态

我们在讨论生命的本质时已经提到了类病毒这种现代最简单

的生命类型只含 RNA，不含蛋白质。那么，在生命起源时，最简单的原始生命体是否一定都含有核酸和蛋白质？过去一般认为原始生命体是含有核酸和蛋白质的，因为前者提供细胞复制所必须的信息，后者由核酸规定其种类，又回过来负责催化核酸的复制以保证遗传信息得以传递下去。不过，这种看法也不是唯一的，最近有些证据表明核酸的复制也不一定非得依赖于蛋白质的催化。

（1）生物催化作用的起源　在没有酶的原始地球上，催化作用是怎样进行的？

伯纳尔（Bernal）最先指出了一种无机催化的机制，即在生物出现以前，分子吸附在普通无机物表面上吸附进行分子浓缩和实现催化作用。例如，硅酸盐片层由阳离子结合而叠置在一起，片层之间含有水分子层，这样就构成了云母和粘土。水分子层使扩散进入粘土的分子易于进入硅酸盐片的上下两侧，因此吸附分子的总表面积是很大的。在高岭石粘土内，硅酸盐片层之间的间隔只有0.71毫微米，一立方厘米的高岭石可以给出大约2800平方米的总表面积，相当于一个足球场的2/3，硅酸盐片本身带负电荷，铝离子有三个正电荷而结合在这些片层上。大量的负电荷和正电荷不仅能把带电分子束缚在硅酸盐片上，而且也能对化学反应起到原始催化中心的作用。

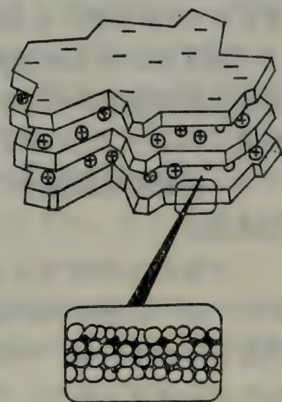


图9.6　(a) 粘土颗粒，由带负电的片层构成，片层之间有带正电的电子；
(b) 一个片层的边缘区放大，硅原子（黑点）位于氧原子之间，这些硅原子中有些可被铝原子（可以贮存信息）所置换。

另一种观点认为原始地球上通过非生物途径生成的类蛋白质

有着微弱的催化作用，由它们发展成原始的酶，它们的催化活性是很低的，作用也不会是专一的。

罗尔芬（Rohlfing）和福克斯所做的关于热类蛋白质引起催化的第一个报道，是人造底物对-硝基苯醋酸酯的水解。他们发现热类蛋白质在对-硝基苯醋酸酯水解中的活性，不仅受所含的组氨酸的量所制约，而且把热类蛋白质放在中性缓冲液中加热时，也就失去了它对于对-硝基苯醋酸酯水解的催化作用。

另一些人也发现丙酮酸遇到热类蛋白质时，也被氧化脱羧。这一反应的最适 pH 为 8.3，反应主要产生二氧化碳和醋酸，但也有 3-羟基丁酮，乙醛和微量乙醇。

用简单的氨基酸共聚物进行的实验表明，谷氨酸和苏氨酸或亮氨酸的共聚物对丙酮酸盐的催化活性，高于已经试验过的类蛋白质。

一些研究已经证明，热聚合物的分子量越大，它的催化活性也越高。

在催化作用的进化过程中，同时出现氨基酸在立体化学上的进化，从 DL 混合消旋型变成 L 型或 D 型。催化作用的专一性同旋光型密切有关。L 型和 D 型在反应中的差别即使非常之小，但在原始地球上化学反应一个接一个进行下去的情况下，L 型和 D 型之比也会发生改变。

出现不同旋光性的物质后，也就出现了不对称的催化剂，使催化反应更为专一和活性更高，从而出现了酶。

（2）遗传密码的起源　生物体蛋白质的氨基酸主要有20种，由64个密码子（3个密码子是终止信号）分别编码，每个氨基酸都各自有自己的密码子，这也应该是在进化过程中产生的。迪隆（Dillon）研究了密码起源，认为最原始的生命体中，很可能是氨基酸叠在氨基酸上进行复制），但准确性很差，后来出现 tRNA，mRNA，使复制的准确性大大提高。他还认为，如果一开始就以核酸为模板，给氨基酸编码，则一条90个硷基的链（只

为30个氨基酸编码）中，要使每一个密码子都正好排列在应该出现的位置的，也就是使所编码的氨基酸正好出现在应该出现的位置上的机率极小，只有 $1/(90^4)^3=2.8\times10^{-23}$。他还认为，最初的密码子只给16种氨基酸编码，以后才慢慢地分化成为给20种氨基酸编码的密码子。

但是，如同上面已提到的，不少人认为核酸是最基本的前提，即使在最原始的生命体中也是如此，因为这是蛋白质合成所必需的。

最近，在人和酵母的线粒体 DNA 中发现了一些密码子编码的氨基酸，不同于一直认为在生命界普遍共用的密码表。人的线粒体 DNA 中的细胞色素氧化酶亚基Ⅱ基因中，UGA用作给色氨酸编码的密码子，而不是作为终止密码子，AUA 是给甲硫氨酸编码，而不是给异亮氨酸编码。酵母腺三磷酶亚基 9 基因中第46个密码子 CUA 不是翻译成亮氨酸，而是给甲硫氨酸编码。这些密码子的变异同密码的起源和进化恐怕都有关系，至少说明遗传密码一旦出现后，也不是永远不变的。

（3）细胞的起源　原始的生命体是沒有细胞结构的，经过长期演化，在结构和功能两个方面进一步复杂化，完善化，演化成为具有完备的生命特征的细胞。

在“细胞”一讲中，讲到细胞可分为两类，一类原核细胞；另一类是眞核细胞。依此，又可将生物分为原核生物与眞核生物。

原核生物同眞核生物之间有不少差别，今将其主要差别归纳如下（表9.6）：

距今五亿七千万年以前，即出现大量生物化石的显生时期（phanerozoic）的前寒武纪以前，生命进化中出现了两个重大事件。第一，出现了产生氧的光合作用生化机构，在光合作用中释放出的副产品氧积聚在大气中，为适应这种环境，原始生物中对氧有耐受性的保留了下来，以后这类细胞能在代谢过程中主动

表9.6　原核生物与真核生物的主要差别

	原核生物	真核生物
1. 代表的生物	细菌　蓝藻	原生动物、真菌、植物和动物。
2. 细胞大小	小，通常是1～10微米	大，通常是10～100微米
3. 代谢作用和光合作用	厌氧或需氧	需氧
4. 运动性	不运动，或有鞭毛蛋白构成的鞭毛。	通常是运动的，有微管构成的纤毛或鞭毛。
5. 细胞壁	由特殊的糖和肽构成。	由纤维素或几丁质（动物细胞没有）构成。
6. 细胞器	无膜边界的细胞器，没有细胞核。	线粒体和叶绿体，有细胞核。
7. 遗传机构	细胞质中的环状DNA分子。	核内染色体中的DNA，其周围有糖膜。
8. 生殖	二分裂	有丝分裂或减数分裂。
9. 细胞组织	主要是单细胞	主要是多细胞，并有细胞分化。

地利用氧，从食物中获取更多的能量。第二，细胞里的遗传物质聚集成一个明显的核，外面有一层包围着。这就是说，从无核生物或原核细胞进化为有核生物或真核细胞。有核细胞的结构比无核细胞高级，而且只有有核生物才具备先进的有性生殖能力；通过有性生殖过程，亲代的遗传变异可以新的组合形式传递给后代，增加生物的变异和多样性，使新的适应性通过群体迅速传播，加速进化的进程。

真核细胞由原核细胞进化而来有许多证据。最基本的一条证据是：真核细胞和原核细胞的生命活动——DNA的复制、RNA的合成、蛋白质的制造等都是一样的；DNA转录成信使RNA(mRNA)，mRNA翻译成蛋白质中氨基酸的组成，所用的是碱基配对、遗传密码都是相同的。此外，最基本的生命活动的物质，

真核细胞和原核细胞也是相同的，往往是可以相互代用的。如在体外用哺乳动物的DNA作为模板来合成RNA时，就可用细菌的RNA聚合酶来代替哺乳动物的RNA酶；在基因工程研究中，大肠杆菌操纵子的操纵基因也可调控哺乳动物基因的表达。

这种证据有力地证明了原核生物同真核生物之间的亲缘关系，但还不能证明两者之间联系在时间上的方向性。因而也有人提出不是原核细胞进化为真核细胞，而是由真核细胞退化为原核细胞。可是，结合其它一些证据来考虑，可证明这种看法是错误的。如化石证明原核生物出现在真核生物之前，目前已发现的最早的原核生物的化石年龄为34亿年，最早的真核生物的化石年龄约20亿年；又如，真核生物是需氧代谢的，这是在还原性大气逐渐变成含氧大气后才有可能出现，而原核生物是可以进行厌氧代谢的。

关于原核细胞怎么进化为真核细胞的机制，存在不同的观点，即关于真核细胞的起源有不同学说。有代表性的是"共生学说"。

本世纪初，梅里舒科夫斯基（Mereschrowski）和范敏津（Famintzin）提出了叶绿体来源于胞内共生的蓝藻的设想。六十年代初，里斯（Ris）在现代细胞学和分子生物学成就的基础上，重新提出叶绿体来源于蓝藻的假说；纳斯（Nass）等也再次提出线粒体来自胞内共生的原核生物。1970年，玛古利斯（Margulis）出版了《真核细胞的起源》一书，系统论述了线粒体共生起源，叶绿体共生起源和鞭毛的共生起源。"共生起源"学说认为，在细胞进化过程中，一种细胞捕捉了另一种细胞，使之纳入本身之中，或两种细胞融合起来，实现"共生"的结果。原始的真核细胞可能是由两种或几种原核细胞合并共生而形成的。可能最初由一种异养的、厌氧的原核生物，吞进了一种需氧的原核生物，通过共生过程逐渐演化成为叶绿体、线粒体和鞭毛，即由原先是独立生活的原核生物，经共生过程演化成为细胞器。图9.7是玛古利斯的细胞共生起源的示意图。

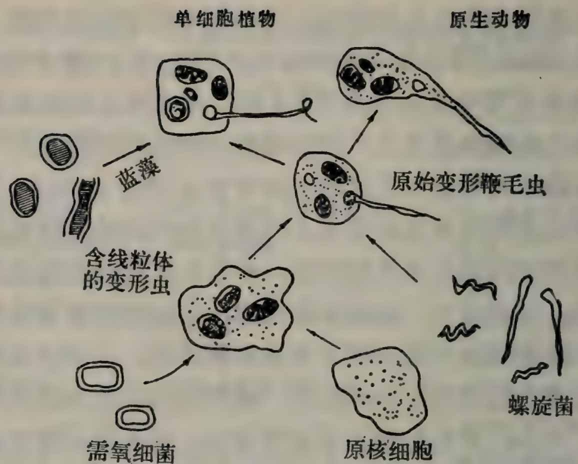


图9.7　细胞共生起源示意图

对于“共生起源”学说也有不同意见。例如，卡瓦利-史密斯（Cavalier-Smith）指出，大多数共生理论都沒有认眞讨论细胞核的起源，只是假定它是从原核细胞的类核（nucleoid）逐渐进化而来。但是眞核细胞的核与原核细胞的类核至少有三个基本不同点：细胞核有双层核膜，核膜上有特征性的核孔；核內含有几条不同的染色体，染色体是线状的而不是环状的；通过有丝分裂而分离，有丝分裂常常包括纺锤状微小管。

卡瓦利-史密斯提出了原核细胞的吞噬和胞饮作用在眞核细胞进化中起关键作用。他认为，所有眞核细胞的祖先是一种单细胞的、能进行光合作用的蓝藻，这种蓝藻丢失了细胞壁，它的质膜可以进行吞噬和胞饮作用。由于质膜的突出和內陷，在细胞內形成了细胞內膜，就是形成了具有双层膜结构的细胞內的间隔，这样就可解释细胞器的起源。

三、生命是怎样进化的？

自从在地球上出现生物以来，到目前为止，曾在地球上出现

过的物种数目，据辛普森（Simpson）估计，约有五千万种到四十亿种，而格兰特（Grant）则估计有十六亿到一百六十亿种。现存的物种数目，一般估计为一百五十万种到四百五十万种之间。倘若我们假定曾经出现过的物种数目是二十亿种，现有物种的数目是二百万种，那就是说，原有物种中百分之九十九点九都已灭绝了，保留到今天只不过百分之一。

现有的动植物都是由几百万个，甚至是几十亿个单细胞组成的多细胞生物；即使是最简单的多细胞生物也包含几种不同类型的细胞，复杂的多细胞生物则有多达 200 种不同类型的细胞。

所有这些生物及多细胞生物都是从原始细胞进化而来的。

1. 生物进化的证据

生物进化的证据有直接的和间接的。直接的是从不同的地质年代中发掘出不同类型的生物遗骸，来比较研究其相互关系，找出进化上联系的证据，间接的一般是研究同一时代的不同物种的形态解剖、分子结构和组成、胚胎发育不同阶段上的异同，推论与分析其亲缘关系的远近，判定在其进化上的相互关系。

（1）古生物学的证据　古生物学是研究不同地质年代的地层中发掘出来的化石；化石是古代生物的遗骸或遗迹。化石一般可分遗骸化石，遗迹化石和遗物化石。生物死亡后，遗骸被埋藏在地层中，这样保存下来的生物原先躯体的全部或一部份就称为遗骸化石。遗迹化石则是指生物死后，其遗骸在地层中慢慢消失，由周围的物质如岩石或土壤保留了生物体的一部分或整个躯体的轮廓印模或活动形象，如介壳类的印模化石，恐龙的足迹化石等。生物的遗物化石如动物排出的粪和所产的卵的化石，植物分泌的树脂等汁液的化石。

地层年代越古老，出土的化石所反映的生物类型也就越简单、越原始。因此，根据不同地质年代的生物化石，可以看出生物由简单到复杂、从低级到高级的进化趋势，并可比较不同生物

之间的亲缘关系，找出它们在进化上的相互联系。

现在简略地介绍各个地质时期生物发生和进化的概况。

（一）太古代和元古代　这是指四十六亿年前地球形成以后到距今五亿七千万年前。现在发现的最早的生物化石是34亿年前的细菌化石，因此推测在距今35亿年前开始出现生物，结束了生命前的化学进化。大约在25亿年前出现能进行光合作用的蓝细菌，经过5亿年后，大气中的氧含量逐渐增加。慢慢地演化出现了眞核生物——藻类。距今5亿7千万年前左右，生物化石开始大量出现，除单细胞的动植物外，又出现了海绵、水母、水螅等低等的多细胞生物。所以，在此以后称为显生时期。

（二）古生代　从5亿7千万年前到2亿2千5百万年前，延续了3亿4千5百万年。这一代包括六个纪：

寒武纪　5亿7千万年前到5亿年前。因最初在英国威尔斯（罗马时代称为寒武）而得名。地壳变化比较平静，水生无脊椎动物（三叶虫）以及藻类特别繁盛。所以寒武纪又称三叶虫纪。

奥陶纪　5亿年前到4亿4千万年前。因英国北威尔斯地方古代民族而得名。是无脊椎动物全盛时期，以笔石、三叶虫、头足类、腕足类为主。

志留纪　4亿4千万年前到3亿9千万年前。因英国南威尔斯地方古代民族而得名。本纪末期发生强烈的造山运动，海面缩小，陆地出现。本纪生物的特点是开始出现脊椎动物甲胄鱼类，我国云南、陕西、湖北都发现这种原始脊椎动物化石，叫做头甲鱼。植物进一步发展，出现了最初的陆生植物——裸蕨类。

泥盆纪　3亿9千万年前到3亿4千万年前。由美国的泥盆州而得名。此时出现大量高山，海面缩小，且形成不少半沙漠地区，气候变得干燥炎热，生物类群有很大变化，动植物开始脱离水生环境，向大陆发展。后期出现了眞蕨类——古羊齿，鱼类增多，出现肺鱼类和总鳍鱼类，开始出现最初的陆生脊椎动物——原始的两栖类（坚头类）。另外，海生生物也发生明显变化，三

叶虫类减少，甲胄鱼类灭亡，珊瑚类大量发展。

石炭纪 3亿4千万年前到2亿7千万年前。因形成煤炭而得名。本纪特点是气候温暖而潮湿。蕨类植物和两栖类动物的繁盛时期。裸蕨类消失，真蕨类繁盛，形成高大的乔木森林，开始出现原始裸子植物。动物方面，在本世纪末期开始出现原始爬行类。

二迭纪 2亿7千万年前到2亿2千5百万年前。在德国因该地层被分为两部分而得名。由上纪末开始的造山运动越加剧烈，气候干燥炎热，爬行类大量出现，能在陆地上产卵和孵化，成为典型的陆生动物。在植物方面，裸子植物在后期得到发展。

（三）中生代 2亿2千5百万年前到6千5百万年前。这是爬行动物和裸子植物时代。本代包括三个纪：

三迭纪 距今2亿2千5百万年到1亿9千5百万年。根据法国把该地层分成三部分而得名。植物方面，蕨类植物日益稀少，裸子植物逐渐繁盛；动物方面，首次出现一些原始的哺乳类，同时出现了恐龙和鱼鳖类，鱼类中出现真正的硬骨鱼类。

侏罗纪 距今1亿9千5百万年到1亿3千5百万年。因瑞士侏罗山而得名。此时爬行类在动物界占统治地位，有陆生的梁龙、雷龙、剑龙、鸭嘴龙，水生的鱼龙、蛇颈龙和空中的飞龙和翼手龙等。植物方面，裸子植物达全盛时期。本世纪后期出现了始祖鸟，这是由爬行类进化到鸟类的过渡类型。

白垩纪 距今1亿3千5百万年到6千5百万年。因在英法海峡，英国海岸（白垩土）造成白色的白垩沉积岩而得名。植物方面，裸子植物仍占优势，开始有了显花植物，可以找到柳、槭、山楂等种子植物。动物方面，爬行类仍占统治地位，也出现了真鸟类。

（四）新生代 距今6千5百万年起至现代。这个时期的特点是哺乳类出现并发展，被子植物繁盛，鸟类也大大发展。这个时期分两个纪：

第三纪 距今6千5百万年到1百8十万年。第三纪又可分：

古新世 6千5百万年前到5千4百万年前。此时，哺乳类出现各种类型，除陆生的外，又重新转入海水中生活如鲸、海牛等。

始新世 5千4百万年前到3千6百万年前。

渐新世 3千6百万年前到2千3百万年前。

中新世 2千3百万年前到6百万年前。

上新世 6百万年前到1百8十万年前。在此期间出现南方古猿和一些直立人。

第四纪 距今1百8十万年前到现代。这时期发生相当普遍的冰川现象，很多生物死亡，留下了一些抗寒的生物如北极熊、松、柏等。这个时期主要是人类发展时期。在距今五十万年前，人类学会了使用火。

（2）胚胎学的证据 古生物化石从时间上直接证明了生物界进化发展的历史。胚胎学则可从空间上，从现存生物体的分化发育上证明生物之间进化的联系。

德国的生物学家海克尔（Haeckel，1834～1919）提出“个体发育史是系统发育史的简单而迅速的重演”。这就是所谓的“生物发生律”或“重演律”。系统发育史就是生物的进化过程，个体发育是指个体从生命开始直到死亡时为止的演变过程，多细胞生物是指从受精卵起到个体死亡为止的过程。“重演律”是指高等动植物的个体发育过程总是重复出现低等动植物的一些特性，说明高等生物是由低等生物进化而来。

从胚胎学的研究中可以发现生物胚胎发育过程中的共同点：

（一）所有高等生物的胚胎都是从一个受精卵开始的。例如，一个人的受精卵在分裂生成生殖细胞以前，大约分裂了五十次，

$$2^{50}=10^{x},$$

$$\chi \log 10 = 50 \log 2$$

$$\chi = 50 \log_{10} 2 = 50 \times 0.301 = 15$$

所以一个成年人的细胞总数约为 10^{15}。这么多的细胞也是来自一个受精卵。这就说明了高等生物起源于低等的单细胞生物，而且也说明生物界是统一起源的。

（二）生物体的个体发育都有一定的阶段性。动物的胚胎发育的阶段性很明显，如以青蛙的胚胎发育为例，从受精卵到囊胚，到原肠胚，形成蝌蚪变成青蛙，形态上发生很大变化，而且从水生生活逐渐适应于两栖生活，说明了生物进化经历过的途径。

（三）胚胎发育过程中，性状的出现有一定的顺序性。一般说，在胚胎发育开始后，先出现门的性状，然后循序出现纲、目、科、属的性状，最后才发育出种和个体的性状。这样的性状分化过程，反映了生物的演化过程。下图是比较脊椎动物不同纲的胚胎发育过程，可以清楚地看到不同纲的脊椎动物的胚胎发育

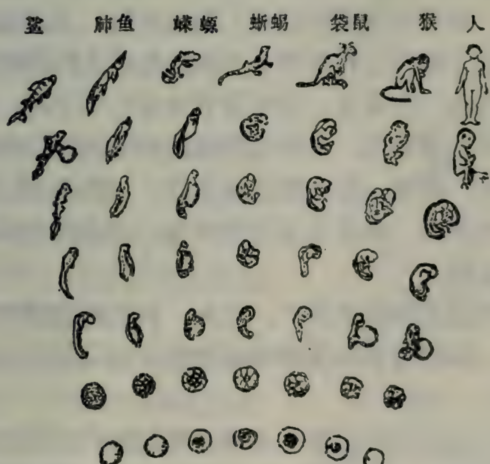


图9.8 不同脊椎动物的胚胎相似发育阶段的比较

在早期时是极其相似的，以后才逐渐地出现越来越明显的差别。这说明生物界的统一起源，标志着各纲之间的亲缘关系。

（四）高等生物胚胎发育初期出现低等生物的性状。即“生物发生律”或“重演律”现象。例如，第四周的人胚出现鳃弓，尾明显，到第 2 月时才逐渐消失；人胎长有胎毛，到临产前才脱落；而且，人胎是在羊膜腔內羊水的液体环境中发育的。这些都可认为人类是从低等生物演变进化而来的证据。

（3）比较解剖学上的证据　比较不同生物体的器官结构，可以发现彼此间相互联系的亲缘关系。

退化器官　生物体上往往有一些沒有明显的生理功能的器官，如生活在海中的鲸的后肢已经完全退化，可是在它们的体內仍有髋骨、股骨和胫骨等后肢骨的痕迹。人类也有许多退化器官如退化的毛，无用的蚓突等。

植物也有退化器官，如禾本科的小麦、水稻等有退化的花被等等。

根据这些退化器官，可以追溯到它们的来源，找出生物之间的进化联系。如可以说明鲸起源于陆生动物，人类起源于动物。

同源器官　同源器官是指在不同生物体上位置相当、结构相似、来源相同的一些器官。这些器官往往外形不同，功能各异，但却有相同的內部结构。现在以脊椎动物的四肢为例，蝾螈和鳄鱼的前肢，鸟、蝙蝠、鲸和鼹鼠的前肢，以及人的手，虽然各自具有不同的功能，并具有不同的形态，却具有相同的“结构型式”（见图9.9）。

植物方面也有同样的例子。例如，豌豆的卷须和小檗的刺都是叶的变态；马铃薯的块茎和葡萄的卷须都是茎的变态，这些都是同源器官。

同源器官表明这些生物是从共同的祖先发展而来，在发展过程中，由于不同生物向不同方向进化和发展，原来的器官产生不同的变异，适应于不同的功能，因而形成了不同的形态。形态、



图 9.9 同源器官：脊椎动物的前肢骨骼的比较（号码相同的是同源骨骼）1.肱骨；2.尺骨和挠骨；3.腕骨和掌骨；4.指骨

功能虽然不同，但由于有共同的来源，所以保留了组织结构的相似性。

同功器官　同功器官是指不同生物体具有结构不同，但功能相同的一些器官。例如，适合于空中飞行的蝙蝠、鸟、翼龙、蜻蜓等都有翅膀，但是翅膀的结构不同（图9.10）。



图9.10 同功器官、三种类型的翅膀

同功器官说明这些生物不是从同一祖先发展而来，但这些生物都经历了演变进化过程，所以在进化过程中，用于相同功能的器官形成了相似的形态。

（4）生物化学的证据。从总的方面看，生物是共同起源的生化证据是：所有生物体的化学元素都是一致的；所有生物都是以核酸作为遗传物质，而且所用的遗传密码在生物界是通用的；

所有的核酸中的糖类都是 D 型，所有蛋白质中的氨基酸都是 L 型。

如果用比较研究的方法，分析不同物种的同一种蛋白质的氨基酸组成，就可以看出各个物种彼此间在进化上的联系。如果两个物种的同一蛋白质的氨基酸组成沒有很大的差别说明彼此间的亲缘关系很近；如果氨基酸的组成有很大差别，则彼此间的亲缘关系比较远。

例如，细胞色素 C 一共有 104 个氨基酸，对一些物种的细胞色素 C 的氨基酸组成进行比较分析（表 9.7），发现黑猩猩同人沒有差别；弥猴和人只有一个氨基酸之差，从肽链的氨基端算起，细胞色素 C 分子第 102 个氨基酸位置上人是苏氨酸，弥猴是丙氨酸。人和链孢霉的细胞色素 C 相差较远，104 个氨基酸中有 43 个不同，但这两个分子的立体结构仍基本相似。

表9.7 各种生物的细胞色素 C 的氨基酸的比较，表中数字表示和人的细胞色素 C 不同的氨基酸数目

生物名称	氨基酸差别	生物名称	氨基酸差别
黑猩猩	0	金枪鱼	21
弥猴	1	沙鱼	23
袋鼠	10	天蚕蛾	31
豹	11	小麦	35
马	12	链孢霉	43
鸡	13	酵母菌	44
响尾蛇	14		

在几种有蹄类动物中，MSH（促黑色素细胞激素）和 ACTH（促肾上腺皮质激素）的氨基端13个氨基酸完全相同，而 ACTH 的氨基酸顺序在猪、牛、羊中有少量差异，表示这些动物在进化上的亲缘关系较近（图9.11）。从分子水平上研究生物进化，我

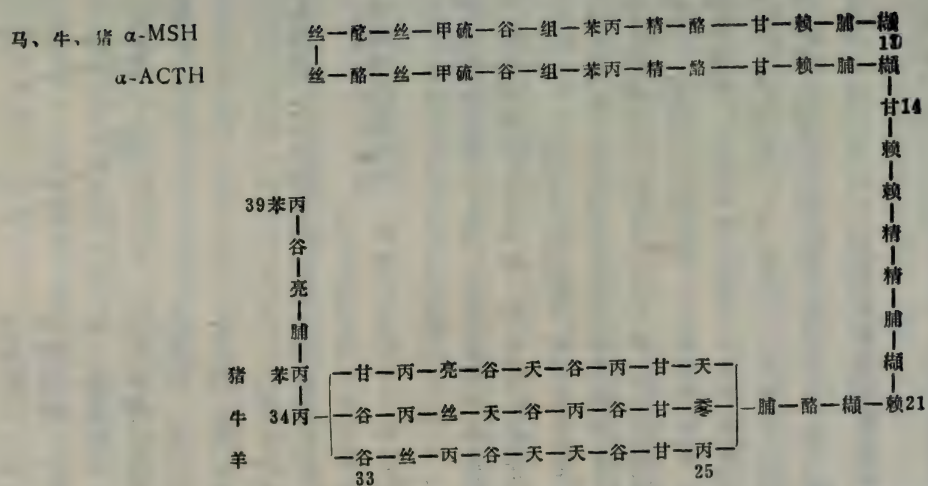


图9.11 马、牛、猪的促黑色素细胞激素（α-MSH）和促肾上腺皮质激素（α-ACTH）的氨基酸顺序

们将在分子进化一节中作详细讨论。

2. 生物进化的理论

生物进化的理论细分起来很多，但可归结为两个，一个是拉马克的获得性遗传学说，另一个是达尔文的自然选择学说。

拉马克的获得性状遗传学说

拉马克认为，生物物种不是恒定的类群，而是由以前存在的种衍生而来的。他看到，在生物的个体发育中，因为环境不同，生物个体有相应的变异，而跟环境相适应。例如年幼的树木在茂密的森林中，为了争取阳光，就得长得很高的；多数鸟类善于飞翔，胸肌就发达了。他在1802年提出用进废退学说（theory of use and disuse)或获得性状遗传学说(theory of the inheritance of acquired characters)。根据这个学说：

（一）生物生长的环境，使生物产生某些欲求（needs)；

（二）生物改变旧的器官，或产生新的痕迹器官（rudimentary organs)，以适应这些欲求；

（三）继续使用这些痕迹器官，使这些器官的体积增大，功能增进，但不用时可以退化或消失；

（四）环境引起的性状改变是会遗传的，从而把这些改变了的性状传递给下一代。

这个学说认为，洞穴中的鱼所以是盲目的，是因为鱼的祖先在黑暗环境中已生活了很多代，在黑暗中，鱼的眼睛沒有用处，逐渐退化终于成为盲目的。长颈鹿的头颈特别长，这是因为短头颈的祖先在食物贫乏的环境



图9.12 长颈鹿的颈项变长的示意图

里，必须伸长头颈，去吃高树上的叶子，因此头颈就长得稍稍长一点，长了一点的头颈会传给下一代。后代在相似的环境中，同样要伸长头颈去吃高树上的叶子，使它的后代的头颈又长了一点。这样一代一代下去。长颈鹿的长头颈的遗传特性继续加强，逐步伸长，终于成为现代的长颈鹿（图9.12）。

这个学说看来很容易说明生物进化现象，可是得不到实验的支持，相反许多科学证据都有力地否定这个学说。我们知道，生物的一切性状都同蛋白质有关，而蛋白质并不在亲代和子代之间传递遗传信息，那么获得的性状又怎么能直接遗传下去呢？例如，以鸟的胸肌来说，发达了的胸肌怎么会对性细胞中的 DNA 分子的某些核苷酸顺序发生神奇的变化，恰好能使子代个体的胸肌也相应地更为发达呢？同样，长颈鹿伸长了的颈椎骨，又怎么会使生殖细胞里的 DNA 发生改变，恰恰使下一代的颈椎骨出现伸长的变异呢？这是难以想象的。所以说，拉马克的进化学说固有其历史的功绩，但获得性状遗传则是缺乏科学事实的。在后面我们将介绍否定获得性状遗传的实验证据。

达尔文的自然选择学说

达尔文的自然选择学说（theory of natural selection），特别是在现代遗传学基础上发展起来的自然选择学说，正确地说明了生物进化的历史过程，使生物科学确立在唯物主义基础之上。

达尔文的自然选择学说的主要论点是：

（一）生物个体是有变异的，就是说每个个体都不同，都是可以区别的。现代遗传学证明了这一点。举个例子来说，一个人大约有五万个到十万个结构基因，其中 40% 是多态的。为了说明问题，不妨把基因数缩小，只算 200 个基因位点是多态的，而且每个位点又只有两个等位基因，由此产生的基因型将有 $3^{200}=10^{94}$。据估计到二十一世纪时，生活在地球上的人口将达 6×10^{9}，而曾经生活在地球上的人一共只有 1.3×10^{10}，因此，突变产生的多

样性将使过去、现在和将来的人，除了同卵双生子以外不会有完全相同的两个人。

（二）生物体个体的差异，至少有一部分是遗传上的差异。在当时，达尔文和其他人一样，遗传的概念是很模糊的，所以对这一点未能作出严格的论证。现代遗传学证明，每一性状的个体差异（表型差异）都由基因型差异和环境差异两方面所造成，只是两者在造成表型差异中所起的作用有不同的比重。达尔文也没有解决遗传差异是怎样产生的问题，但只要从“生物的遗传性是会改变的”这个假定出发，就可建立象下面那样的自然选择理论。

（三）生物体的生殖潜力一般总是大大超过实际生殖率，这一结论是达尔文通过广泛而详尽的观察得出的。例如，一条鲱鱼约产卵 30 万粒，一株烟草约结种子 36 万粒，而实际能发育成为成体的只占其中极小的一部分。许多生殖细胞得不到发育机会，许多胚体和幼体在性成熟以来就因养料缺乏、天敌和其它不良的自然条件而死亡，只有极少数比较健壮，它们的性状和环境比较适应的个体存活下来，达尔文把这一过程就是达尔文所说的“生存斗争”。

（四）个体的性状不同，个体对环境的适应能力和程度有差别；这些不同和差别，至少有一部分是由于遗传性的差异所造成，因此遗传性不同的个体，它们本身的生存机会不同，留下后代的数目也有多有少。这个事实称为“生育差别”。

（五）适合度高的个体留下较多的后代，适合度低的个体留下较少的后代，适合度的差异至少有一部份由遗传差异所决定，这样一代一代下去，群体的遗传组成自然而然地趋于更高的适合度。这个过程就叫自然选择。可是，环境条件不可能永久保持不变，因此生物的适应性总是相对的。生物体不断遇到新的环境条件，自然选择不断使群体的遗传组成作相应的变化，建立新的适应关系，这就是生物进化中最基本的过程。

（六）地球表面上生物居住的环境是多种多样的，生物适应环境的方式也是多种多样的，所以通过多种多样的自然选择过程，就形成了生物界的多样性。

（七）生物界通过自然选择而得到多种新的性状，其中有些性状或性状组合特别有发展前途，是生物适应方式的基本革新。如陆生植物中维管束组织的发展、种子生殖，脊椎动物的内骨骼，体温调节机制，胎生和哺乳等，主要是这些基本革新造成生物体的从低等向高等发展。

以上是达尔文的自然选择进化学说的概要，其中包含了现代遗传学对这个学说的补充说明。达尔文的这个学说可以解释许多生物进化现象，但也不可能是尽善尽美的终极真理，也留下一些问题沒有解决，如遗传变异是怎么产生、怎么保持的等。

突变为生物进化提供原材料

继达尔文之后，魏斯曼（1834—1914）对生物学作出了重大贡献，他明确指出生殖细胞和身体组织之间的区别；对体细胞的作用通常不会影响生殖细胞，因而也就不会遗传给下一代，这种观点改变了他那个时代在生物学界中流行的拉马克的获得性状遗传学说。后来，德弗里斯（1848—1935）第一次提出了“突变”是生物遗传变异的来源，也是为生物的进化提供了原材料。

遗传变异主要有两个来源，一是突变，包括基因的突变和染色体的畸变；其次是基因的不同组合，重新组合。但突变是更加基本的，因为如果沒有突变，就不会出现不同的等位基因，也就不会有任何的重组合，所以突变是最初始的原材料。

过去一般认为突变都是有害的，既然如此，突变怎么能成为进化的原材料呢？现在知道，突变既可以是有害的，但也可以是有利的或不好不坏“中性”的。例如，用X射线照射大麦，可引起许多突变，其中大部份的突变降低了植株的生活力或可育性，但800多个突变中大约有1个突变却是有利的，或是增强了麦杆

的强度，或是提早了成熟期，或是其它有利性状，可供育种时选择之用。又如，对噬菌体有抗性的大肠杆菌（E.Coli）在沒有噬菌体的培养基上，它们长得不很好或是很不好，远远不如对噬菌体沒有抗性的大肠杆菌；可是当培养基上有噬菌体时，只有对噬菌体有抗性的大肠杆菌才能生长，而对噬菌体投有抗性的大肠杆菌全都不能存活。可见，突变对生物体是否有利，要根据生物体所处的环境联系起来衡量。

这是从突变引起生物体客观性状的改变来看，可分为有利的和不利的突变；如果从分子水平上分析突变的结果，则还有不好不坏的“中性”突变，这种突变也为生物进化提供原材料，我们将在分子进化和非达尔文主义进化一节里详细讨论。

突变就每一个基因来说是罕见的事件，但假定一个多细胞生物有 50,000 对基因，平均突变率为 10^{-5}，则平均每一个 个 体将有 1 个（$2\times50000\times10^{-5}$）新产生的突变。当考虑整 个物种时，就以某一基因位点来看，新突变的发生率也是很高的。例如，昆虫的每一个物种的大体数假定为10^{8}，平均突变率为 10^{-5}/基因/世代，则一个物种里，每一世代每一位点上平均要出现的新突变数目为 $2\times10^{8}\times10^{-5}=2000$个。

自然选择及其例子——工业黑化

现代关于自然选择的研究认为，自然选择在 于 不 同 的生育率。这就是说，在一个生物群体里，由于突变产生了生育率和适合度不同的个体；生育率低、适应能力差的个体数目逐渐减少，生育率高、适应能力强的个体留下更多的后代。群体中的生物个体不可能全都存活，不可能全都留下后代。例如，一个大肠杆菌（约重 2×10^{-12} 克），在合适条件下每隔半小时分 裂一次，如果全都存活，那么 71 小时后大肠杆菌的总重量就会 等 于地球的重量。由此可得出结论：在“生存斗争”中，通过自然选择过程淘汰了大量个体。这样，群体里的基因频率也必将随之发生改变。

所谓群体，是指一群可以相互交配的个体。在群体里，至少是极大多数基因，也许是所有基因都要受到自然选择的作用。

适合度和选择系数

适合度是指某一基因型和其它基因型相比时，能够存活并留下后代的相对能力，一般记作 W。我们把适合度最高的基因型定为 W=1，其它基因型的 W 小于 1。

选择系数是指在选择作用下降低的适合度，一般记作 s。$s=$ $=1-W$，$W=1-s$。如果是致死基因或不育基因，它们的 $W=0$，$s=1$。

选择对隐性纯合体不利

生物体如有一对基因之差，就有三种基因型：AA、Aa 和 aa。如显性完全，杂合体 Aa 和纯合体 AA 由表型一样，不受选择的作用，选择只对隐性个体 aa 起作用，则有害的隐性基因甚至是致死的隐性基因，也可在群体里存在很多代。

如隐性纯合体是有害的，在选择上不利，经过一代的自然选择后（表9.8），a 的频率将是：

$$\frac{q(1-sq)}{1-sq^2}$$

这个数目小于 q，因为 $q<1, s\leqslant 1, 1-sq<1-sq^2$。一代后，基因频率 q 的改变是

$$\Delta q=\frac{-sq^2(1-q)}{1-sq^2}.$$

当 q 很小时，分母几乎等于 1，公式可写成

$$\Delta q\simeq -sq^2(1-q).$$

由此可见，q 值小时，每代基因频率的改变很小。当 q 值较大（即 s 值小时），q 的改变较大，当 $q=\frac{2}{3}$时达到最大，即自然选择最有效。

表 9.9 是各种选择系数（s）对隐性纯合体的作用。基因频率从 0.99 淘汰到 0.10 比较快；可是基因频率的进一步降低就相当

表9.8 显性完全，选择对隐性纯合体不利时，基因频率 q 的改变

	AA	Aa	aa	合计	基因 a 频率
原来频率	p^2	$2pq$	q^2	1	q
适应值	1	1	$1-s$		
选择后频率	p^2	$2pq$	$q^2(1-s)$	$p^2+2pq+q^2-sq^2$ $=1-sq^2$	
相对频率	$\frac{p^2}{1-sq^2}$	$\frac{2pq}{1-sq^2}$	$\frac{q^2(1-s)}{1-sq^2}$		$\frac{pq+q^2(1-s)}{1-sq^2}=\frac{pq+q^2-sq^2}{1-sq^2}$ $=\frac{q(p+q-sq)}{1-sq^2}=\frac{q(1-sq)}{1-sq^2}$
基因 a 频率的改变	$\Delta q=\frac{q(1-sq)}{1-sq^2}-q=\frac{q(1-sq)}{1-sq^2}-\frac{q(1-sq^2)}{1-sq^2}=\frac{q-sq^2-q+sq^3}{1-sq^2}=\frac{-sq^2+sq^3}{1-sq^2}=\frac{-sq^2(1-q)}{1-sq^2}$				

表9.9 在不同选择系数作用下，有害隐性基因频率的某一改变所需代数

基因频率 q 的改变		隐性纯合体频率的改变			不同 s 值所需的代数		
从q_0	到q_n	从q_0	到q_n^2	s = 1 (致死)	s = 0.5	s = 0.1	s = 0.01
0.99	0.75	0.980	0.562	1	8	38	382
0.75*	0.50	0.562	0.250		3	18	176
0.50	0.25	0.250	0.062	2	6	31	310
0.25	0.10	0.062	0.010	6	14	71	710
0.10	0.01	0.010	0.0001	90	185	924	9,240
0.01	0.001	0.0001	0.000001	900	1805	9,003	90,231
0.001	0.0001	0.000001	0.00000001	9000	18,005	90,003	900,231

* q_0 = 0.67时，基因频率改变最快。

慢，如基因频率从 0.01 降到0.001，即使选择系数比较高，也要经过几千代。

对稀少的隐性个体的选择比较无效的理由是，大多数基因存在于杂合体中，自然选择对它们不起作用。例如，$q=0.01$，隐性纯合体频率$(q^2)=0.0001$，而杂合体频率为$(2pq)$接近于 0.02，两者之比为 1:200。即在一万个个体中只有一个个体表现隐性性状，但却有200个个体带有这个隐性基因。

选择对显性基因不利

选择也可对显性基因不利。这样，带有显性基因的个体都要受到选择作用：例如，如果带有显性等位基因的个体是致死的，那么在一代之内它的频率就等于零。如果对显性基因的选择系数减低，被隐性基因取代的速率就大大放慢，一般地讲(表9.10)，设显性基因的频率是 p，对显性基因的选择系数是 s，基因频率p的改变是

$$\Delta p=-sp(1-p)^2/[1-sp(2-p)]$$

如果 s 很小，分母 $[1-sp(2-p)]$ 接近 1，所以实际上 $\Delta p=-sp(1-p)^2$，但是 $p\simeq 1-q$，所以 $\Delta p=-s(1-q)q^2$，或者说，在选择系数 s 小时，Δp 与 Δq 相同。

表9.10 显性完全，选择对显性个体（AA 和 Aa）不利时，基因频率 p 的改变

	AA	Aa	aa	合计	基因A频率
原来频率	p^2	$2pq$	q^2	1	
适应值	$1-s$	$1-s$	1		
选择后频率	$p^2(1-s)$	$2pq(1-s)$	q^2	$1-sp(2-p)$	
相对频率	$\frac{p^2(1-s)}{1-sp(2-p)}$	$\frac{2pq(1-s)}{1-sp(2-p)}$	$\frac{q^2}{1-sp(2-p)}$		$\frac{p-sp}{1-sp(2-p)}$

$$\Delta p=\frac{p-sp}{1-sp(2-p)}-p=\frac{-sp(1-p)^2}{1-sp(2-p)}$$

在这种情况下，表9.10的数值也可借用，不过要反过来。如果群体中选择以0.10对隐性个体有利，那么隐性基因的频率从0.0001增到0.001需要90.023代；反之，选择以0.10对显性个体不利，要显性基因的频率从0.9999降低到0.9990也要这么多的世代。不过以后有利的隐性纯合体逐渐增加，频率改变就要快些了。

以上这些推算纯属假设性的，但如自然选择学说提供了定量概念。

自然选择的例子——工业黑化

欧洲在产业革命以后，许多地区逐渐工业化。在工业城市的近郊，在很多不同属和不同种的鳞翅目昆虫中，黑色型个体的频率逐渐上升，这个趋势称为工业黑化。现以椒花蛾（*Biston betularia*）为例

1850年左右，英国曼彻斯特地方第一次发现黑色椒花蛾，在此以前只有浅色个体。在这以后直到今天，黑色个体频率稳定上升，出现于所有工业区，频率常达95%以上，而在没有受到工业废气污染的农业地区，仍以浅色个体为主。杂交试验表明，黑色型主要由一个显性基因所控制。黑色个体频率增加，浅色个体减少是自然选择的结果。在未污染区，树皮上大多长满地衣，椒花蛾栖息在上面，浅色个体很不显眼，黑色个体则极明显。在未污染区释放等量的黑色个体和浅色个体，然而观察鸟类捕食情况，被捕食的黑色个体和浅色个体分别为164个和26个，约6:1。在工业污染地区，地衣不能生长，树皮裸露呈黑褐色，结果浅色个体比黑色个体更明显；鸟类捕食试验，浅色个体和黑色个体被鸟类捕食分别为43和15，约3:1。这样，黑色个体在大工业区里得到发展，浅色个体则逐渐减少或消失。因此，环境改变是一个选择因素，而不是创造因素；换句话说，工业污染使地衣死亡这一环境因素并不是使椒花蛾变成了黑色个体，而是选择了黑色个体使之保留下来得到发展；也就是说，在产业革命城市出现污染以前，在椒花蛾的浅色个体群体中，也有黑色个体存在，只是数量

极少，很少发现而已，并不是在工业化环境发生改变以后才出现的。

定向变异还是定向选择？获得性状遗传的否定

上面讲的工业黑化的例子，说明自然选择是作用于个体所出现的不定变异——突变，来造成群体遗传结构的定向变异。这也表明，环境发生改变使个体顺应改变的方向发生相应的变化，并把这种获得的变化性状遗传下去的所谓获得性状遗传是没有事实根据的。

现在再举个实验室的例子来说明：

使用某种抗菌素或杀虫剂时，开始很有效，后来逐渐失效，细菌或害虫产生了抗药性，而且这种抗药性是能遗传的。是不是细菌和害虫接触了抗菌素或杀虫剂后，慢慢地产生了抗药性？是不是细菌或害虫为了适应这种环境，“定向”地发生了抗药的变异呢？不是的。实验证明，抗菌素或杀虫剂也是一种选择因素，把原先存在于不抗药的群体中的少量抗药的个体选择出来，使之繁殖成为群体。也就是说，抗药性个体的出现是选择的结果，不是接触药剂后的定向变异。实验如下：

把普通果蝇分成两组。第一组实验：把许多果蝇养在一起，让它们自由交配。同时用一定剂量的杀虫剂 DDT 喷在一块玻璃片上，把玻璃片放在养果蝇的瓶子里。果蝇一代一代地繁殖，每代群体都用 DDT 处理，用药量逐渐增加，经过十多代后，果蝇群体的抗药性比原来增加了几百倍，这一试验不能判明抗药性是接触药剂后定向变异的结果，还是选择的结果。

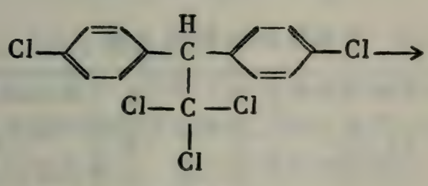
第二组试验：每只瓶里只放一雌一雄两只果蝇，繁育一个同父同母的家系，如此繁育几十个家系。每一家系即同父同母的兄弟姐妹在遗传上是相近的，把它们分成两半，分养在两只瓶里。一只瓶中放一张有 DDT 的玻璃片，另一只瓶里不放。如果某一家系，在放 DDT 玻璃片的那一半中死亡率高，这整个家系（两只瓶）全都淘汰；如果某一家系在放玻璃片的那一半死亡率低，

就把未放玻璃片的另一半（另一只瓶）留下做种，仍一雌一雄单对交配，分别繁育几十个家系。如此一代一代，每代每个家系都分成两半，一半接触 DDT，以测定其抗药性，作为另一半家系（未接触 DDT）选留的依据。也就是说，留下做种的个体都是未曾接触 DDT 的，但其兄弟姐妹都有较高的抗药性。经过这样选择十多代以后，也选出了抗药性比原来增加几百倍的家系，而且抗药性增加的速度，与第一组不相上下。

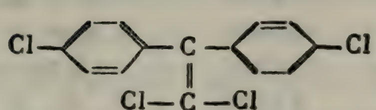
这一组试验说明，最后选出抗药性很强的品系，它们祖代，亲代和以前各代都没有与 DDT 接触过，所以说抗药性不是接触 DDT 后引起的获得性状遗传，DDT 只起了选择作用。

现代遗传学证明，基因突变是不定向的，选择则是定向的。群体的遗传型的定向变异，是由选择作用造成的，不是由个体的定向变异造成的。

果蝇对 DDT 的抗药性已知是由分布在 X，Ⅱ，Ⅲ 染色体上的许多基因控制的。它们在体内含有一种“脱氯化氢酶”（dehydrochlorinating enzyme），能使 DDT 转变为无毒的乙烯化合物 DDE。



DDT



DDE

四、分子进化

经典的进化研究主要与经典遗传学相连系，资料来自育种试验、细胞遗传学研究等。随着分子遗传学的发展，开始从分子水平上研究不同物种的生物大分子的亲缘关系，开创了分子进化的研究，使人们对生物进化的认识深入到进化的机制。

1. 生物大分子的进化

（1）核酸的进化 在分子水平上探讨进化，最直接的方法是分析遗传物质本身——核酸。

（一）DNA 量的变化

在生物进化过程中，生物的 DNA 含量逐渐增加。现在的类病毒、病毒虽然不一定代表最古老的生物类型，但如把它们作为最简单的生物的代表，那么象类病毒 PSTV（蕃茄纺锤体结节病原体）只含359个核苷酸，病毒 ϕX174和 F1 大约为 6,000 个核苷酸，而哺乳动物一个单倍基因组大致有 3×10^9 核苷酸对。生物由简单类型进化到复杂类型，DNA 的含量增加显然很重要。因

表9.11 各类生物的 DNA 含量

生物	每基因组的核苷酸对	生物	每基因组的核苷酸对
哺乳动物	3.2×10^9	玉米	7×10^9
鸟	1.2×10^9	链孢霉	4×10^7
蜥蜴	1.9×10^9	大肠杆菌	4×10^6
蛙	6.2×10^9	T_4噬菌体	2×10^5
大多数硬骨鱼	0.9×10^9	λ噬菌体	1×10^5
肺鱼	111.7×10^9	ϕX 174	6×10^3
棘皮动物	0.8×10^9	类病毒	3.6×10^2
果蝇	0.1×10^9		

为高度发展的、结构复杂的生物在维持它们的生命和繁延它们的种族时，需要有大量基因。事实上，确实有些基因如血红蛋白、免疫球蛋白、结合珠蛋白的基因只出现在高等生物中。

从总的趋势看，生物越是高等。DNA含量越高，但 DNA 含量不一定与生物的复杂程度成正比。例如，肺鱼有一个种的 DNA 含量几乎是哺乳动物多40 倍，很多两栖类的 DNA 含量也比哺乳动物高。这可能是由于它们的 DNA 中含有更多的重复顺序。

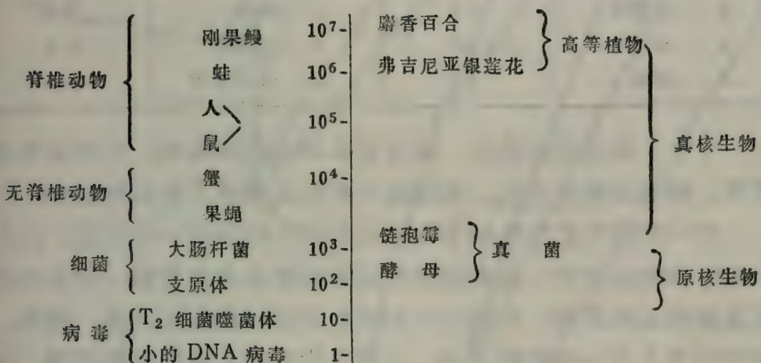


图9.13 用每个单倍体细胞里的 DNA 的近似相对量，来表示各种生物的遗传复杂性

（二）DNA 质的变化

在进化过程中，核酸不仅在量上有变化，而且还有质的变化，也就是核苷酸顺序的变化。现已发现，高等生物的 DNA 中含有大量的重复顺序。重复次序包括两类：一类是有确定的基因产物的重复顺序，即重复基因，如蛙的每一个核仁形成区里，18S rRNA 基因和28S rRNA 基因各有450个，5S rRNA 基因共有24,000份拷贝。另一类是一般只有 100—300 个核苷酸的重复顺序，有的生物的 DNA 中重复顺序占40%左右。原核生物中还沒有发现重复顺序，眞核生物中重复顺序的进化关系也不是很明显。

非重复顺序也就是单一顺序，其核苷酸组成上可反映出进化上的亲缘关系。两个种间亲缘关系近的，核苷酸的差别就小；反之，差别变大。例如，人和黑猩猩的核苷酸顺序差异是2.5%，而人和非洲狐猿的差异达42%。

表9.12　根据DNA杂交估计核苷酸差异的百分比

用于比较的DNA	核苷酸差异（%）	用于比较的DNA	核苷酸差异（%）
人——黑猩猩	2.5	人——猕猴	9.3
人——长臂猿	5.1	人——卷尾猴	15.8
人——青猴	9.0	人——非洲狐猴	42.0

（2）蛋白质的进化　蛋白质是由核酸编码的，生物进化过程中，随着核酸的进化，蛋白质当然也就出现了相应的进化。

有一些蛋白质在各种不同的生物中执行着同一种功能，但是不同生物的这类同一种蛋白质的氨基酸组成存在差别，分析比较氨基酸组成的差别，可以找出不同生物之间的进化关系。例如，细胞色素C是一种呼吸色素，在氧化代谢中负责电子的转移。分析了很多种生物的细胞色素C，发现有一些部位上的氨基酸很少改变，这些部位或是活力中心，或是与肽链的折叠构型以及同邻近的膜蛋白的结合有关；另一些部位上的氨基酸组成变化较大，但这些改变不影响蛋白质的功能。

我们在上面已经提到：细胞色素C的氨基酸顺序的分析表明（表9.13），黑猩猩和人的104个氨基酸完全一样，沒有差异。猕猴和人的细胞色素C分子只有一个氨基酸不同。从肽链的氨基端算起，猕猴的细胞色素C的第102个氨基酸是丙氨酸，而人是苏氨酸。人和链孢霉的细胞色素C相差较远，104个氨基酸中有43个不同，但这两个分子的立体结构却是相似的。

根据蛋白质的氨基酸组成的比较分析，可以描绘出物种进化的系统发生树，这种进化关系（图9.14）同根据化石记录和其它

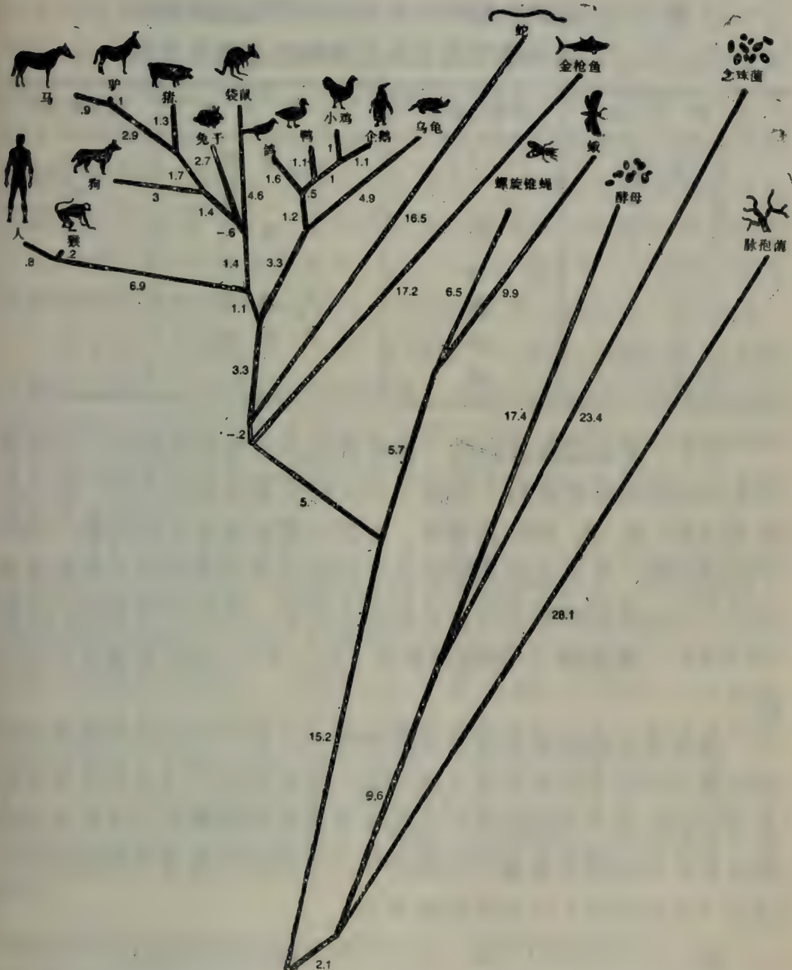


图9.14　根据每个物种的细胞色素C的氨基酸顺序的差异，用计算机求出的20种生物体的系统发育。该系统发育同根据化石记录及其它资料来源推知的进化关系十分符合。各分支上的数字是能引起所观察到的氨基酸顺序差异的那些基因DNA中核苷酸的最小置换数。

资料来源推知的进化关系十分符合。

表9.13 各种生物的细胞色素C 的氨基酸比较，表中数字为与人比较时氨基酸差异数

生物名称	氨基酸差别	生物名称	氨基酸差别
黑猩猩	0	金枪鱼	21
猕猴	1	沙鱼	23
袋鼠	10	天蚕蛾	31
豹	11	小麦	35
马	12	链孢霉	43
鸡	13	酵母菌	44
响尾蛇	14		

（3）蛋白质的多态性　多态性或多态现象是指同一种在同一生态环境中存在着两个或两个以上的明显各别的类型，如人类中的 ABO 血型，MN 血型等。在蛋白质中也有多态现象，即同一种蛋白质，可以有氨基酸组成不同的、但功能仍然不变的多种类型。一些同功酶就是蛋白质的多态现象。例如，乳酸脱氢酶（LDH），葡萄糖-6-磷酸脱氢酶（G-6-PD）等都有很多种同功酶。

蛋白质多态现象是基因突变的结果，只不过这样的突变所造成的蛋白质沒有改变其原来的功能，也就是说，这样的突变并沒有对生物带来不利的后果，也沒有造成有利的优势，因此这样的突变对自然选择来说是“中性的”，自然选择将对它不起作用。这是“中性突变”理论的依据之一。

2. **中性突变的产生**　中性突变是指这种突变的结果对生物体的生存既沒有什么害处，也沒有什么好处，因而在选择上是“中性”的。中性突变可以有好多种情况：

（1）“同义突变”　我们知道遗传密码是兼并的，决定一个氨基酸的密码子不止一个，三联体密码子中的一个核苷酸发生

置换，往往不会改变氨基酸的组成，如UUU和UUC都是苯丙氨酸的密码子，C和U之间相互置换都不改变密码子的功能，这两个密码子就好比是“同义词”。为20种氨基酸编码的61个密码子，单一硷基的改变在理论上可以有526种，其中392种会改变氨基酸，134种则是同义的，或是“静默”的，约占总数的四分之一。密码子中有二个或三个硷基的变化，情况就比较复杂些，但也可以不使氨基酸发生改变，例如CUC变成UUA后，也还是翻译成亮氨酸；UCU变成AGC，也还是给丝氨酸编码。朱克斯和金比较了人和兔的α-和β-珠蛋白mRNA以及病毒ΦX 174和G4基因中的8360个发生置换的核苷酸，“静默”置换为3012个，占36%。

（2）“非功能性” DNA顺序中的突变，例如非转录顺序和重点顺序中出现的核苷酸置换。前面已经说过，高等生物基因组里的重复顺序最后不出现在mRNA中，对合成的蛋白质的氨基酸组成沒有作用。因此，在这些顺序中如发生突变，不会影响生物体的生存。

（3）结构基因中的一些突变，虽然改变了由它编码的蛋白质分子的氨基酸组成，但并不改变蛋白质原来的功能。这就是上面提到的同功酶。另外，如人的血红蛋白也有这种情况。这种蛋白质由四条肽链构成，α链有141个氨基酸，β链有146个氨基酸；这些肽链中的任何一个氨基酸发生置换就产生一种异常的血红蛋白分子，目前已知的有280多种。可是这些异常的血红蛋白分子，只有一部分会改变同氧分子结合的能力，使人出现某种症状；另一部分突变对生物体的血红蛋白的生理功能并不造成不良后果。

3. 中性突变的种类

关于中性突变存在着不同的看法，争论的焦点是由突变产生的遗传性变异有多少可看作是中性的？对此，索德（Thoday）提出中性突变可能有如下几种类型：

（1）严格的中性突变　这些中性突变在任何情况下都不影响生物体的生存适合度。因此对进化似沒有直接的作用，如上面提到的“同义突变”就是一例。有些突变虽然改变了基因产物，如产生“同功酶”等，并且可用电泳、热稳定性、酶活力等检测出表型上的差别，但这些蛋白质的生理功能并未出现可察觉的变化，因而对个体的适合度仍无影响。

（2）准中性突变　基因发生突变后产生的结果，对个体的适合度的影响是如此之小，以致可以看作是严格的中性等位基因对，这称为准中性突变或“近中性”突变。

（3）有条件的中性突变　这些是在过去和现在的情况下呈中性或准中性的突变，但在将来的某些遗传背景和外界条件下，可能不是中性的。

可以设想在重复基因、重复顺序中的一些突变，不会影响生物的适合度；但这些包含了核苷酸置换的基因或DNA顺序，在以后的进化过程中可能成为一个新的基因，赋有某种新的功能，而在未来的某种条件下将影响生物体的生存适合度，这就不再是中性突变了。又如如果有一对等位基因所编码的酶的热稳定性不同：一种酶在33℃时失活，另一种在44℃时失活。假定在临界温度33℃时，同功酶具有相同的生化性质，而且群体生活的环境的温度不超过33℃，那么突变产生的这个等位基因是中性的。可是，当环境改变了，生物遇到了高于33℃的温度时，这个等位基因就不再是中性了的，自然选择将开始起作用。

因此，有条件的中性多态现象可认为是一种“前适应”或“预适应”。

（4）假中性突变　这一类与有条件的中性突变相似。它们在以前不是中性的，但由于条件的改变，现在好似成了中性的。人、猿、蝙蝠、豚鼠不能合成维生素C，这在过去的某个环境下不是中性突变，因为食物里如果沒有维生素C，这种突变对个体生存是有害的。可是在过去某个时期起一直到现在，绿色植物以

及各种食物中都有丰富的维生素C，即使自身不能合成，也无所谓有利有害，好似成了中性的了。但如果在长期远洋航行等得不到足够的维生素C时，人就会患坏血病，不能合成维生素C的突变就是有害的了。

4. 遗传漂变

突变的基因通过两条途径在群体中固定下来或是被淘汰掉。一条途径就是自然选择，对生物体有利的突变基因，经选择而被保留，有害的基因逐渐被自然选择所淘汰。另一条途径是遗传漂变，突变在群体里随机地消失或固定。

由于中性突变不受自然选择的作用，所以是通过群体里的随机婚配，随同一些基因型随机地固定下来，或随机地消失。

一般认为，遗传漂变主要适合于说明小群体中基因频率的变化；因为在小群体里，后代的数目比较少，不容易保持遗传平衡。举一个例来说明，假定有16个小岛，每个岛上都有遗传型 Aa 的公羊和母羊各一头。这一对雌雄相互交配，子一代的基因型应该是 1AA＋2Aa＋1aa，如果群体保持一定大小，只留下雌雄各一头，就会产生下表所示的结果：

♀ / ♂	AA	Aa	aA	aa
AA	AA×AA	AA×Aa	Aa×AA	aa×AA
Aa	AA×Aa	Aa×Aa	Aa×Aa	aa×Aa
aA	AA×aA	Aa×Aa	Aa×Aa	aa×Aa
aa	AA×aa	Aa×aa	Aa×aa	aa×aa

这就是说，16个小岛中，1个小岛只留下 AA 雌和 AA 雄，A 基因固定下来，a 基因被淘汰；另一小岛上，只留下 aa 雄 和 aa 雌，a基因固定下来，A 基因被淘汰；其余14个小岛 上，A 和 a 以不同的比例保留下来。

5. 分子进化的速率

根据对不同物种的同一种蛋白质的氨基酸组成分析，可以发现氨基酸以一定的速率在置换着，也就是在分子水平上，蛋白质以及为它编码的核酸以一定的速率在进化着。根据朱克斯和金的计算，给氨基酸编码的密码子的置换速率为 $(3\sim50)\times10^{-10}$ 置换/密码子/年，就是说，每个密码子每年发生突变的频率为 $(3\sim50)\times10^{-10}$。复制表明，蛋白质的氨基酸顺序中出现的变化，比在全部DNA中出现的变化要慢得多，这是因为DNA中的有些变化不会引起氨基酸的改变；另外一些变化则可能使氨基酸出现了改变，但受到自然选择的作用而被淘汰了。

表9.14是金和朱克斯发表的关于氨基酸置换率的数据。这些数据往往不同的作者也不尽相同，各有上下。但有一点是共同的，那就是有重要生物功能的蛋白质的进化速率慢，如有人报道组蛋白Ⅳ的各个氨基酸的置换率为 0.06×10^{-10}/每年/氨基酸，只是血纤蛋白肽A的1/1500。这是因为血纤蛋白肽A是在形成凝血血纤维蛋白时，从血纤维蛋白原上酶解下来的两个肽段之一，这是要舍弃的部分，它的一级结构不是十分关键的；相反，组蛋白Ⅳ是一种核蛋白，表现出明显的进化保守性。

根据恒定的置换速率和不同物种间同种蛋白质分子的差别，可以估计出物种进化的时间。例如，木村和太田从tRNA和SSRNA的核苷酸组成，计算出眞核生物同原核生物趋异时间为动物同植物超异时间的1.5—2倍。动植物是在十二亿年前分化的；因此，眞核生物大约是在二十亿年前从原核生物那里分化出来的。这个估计数同霍夫曼（Hoffman）发现的眞核微生物化石的年龄——二十亿年是符合的。麦克劳林（MacLaurin）和迪霍夫（Dayhoff）根据tRNA核苷酸顺序的资料，指出緬氨酸的tRNA同酪氨酸tRNA的核苷酸组成，平均每58个中只有25.1个差异，即半数以上的核苷酸顺序是相同的，他们认为所有的

表9.14 哺乳动物进化中的氨基酸置换率①

蛋白质	比较的氨基酸总数	观察到的氨基酸差异数	每个密码子观察到的差异数	每个密码子置换的估计数	每个密码子每 10^{-10} 年置换数*
1.胰岛素 A 和 B	510	24	.047	.049	3.3
2.细胞色素 C	1040	63	.061	.063	4.2
3.血红蛋白 α 链	432	58	.137	.149	9.9
4.血红蛋白 β 链	438	63	.144	.155	10.3
5.核酸酶	124	40	.323	.390	25.3
6.免疫球蛋白轻键（恒定区）	102	40	.392	.498	33.2
7.血纤维蛋白肽 A	160	76	.475	.644	42.9
8.牛血红蛋白胎链	438	97	.221	.250	22.9**
9.豚鼠胰岛素	255	86	.337	.411	53.1***

* 估计真胎盘哺乳动物是在7500万年前分化出来的，第1到第7种蛋白质的平均进化速率为每密码子每年 16×10^{-10} 个置换。

** 是指牛的后代。

*** 是指豚鼠的后代。在牛的胎牛血红蛋白和豚鼠胰岛素的进化中，正的自然选择可能是一个因素。

tRNA 可能来源于一种共同的原 tRNA，并计算出 tRNA 的进化时间，约为眞核生物同原核生物超异时间的 1.2 倍。

布莱克（Black）等人还认为蛋白质分子的多态性，是同源基因通过中性的不等交换逐渐进化的结果。他们计算出中性不等交换的速率是恒定的，大约每二千年出现一次。根据这一进化速率，考察人和鼠的免疫球蛋白分子 K 链之间的物种差异，计算出要经过四万次不等交换才能确立这种差异，即要经过八千万年，才会使鼠的免疫球蛋白 K 链进化到人的免疫球蛋白 K 链；而灵长目的进化时间，据估计，也正是八千万年！

6. 非达尔文主义进化学说及其与达尔文主义进化学说的比较

六十年代末，木村、金和朱克斯等根据核酸、蛋白质中的核

① King, J.L., T.H.Jukes, Science, 164:788～797, 1969.

苷酸和氨基酸的置换速率，以及这样置换所造成的核酸、蛋白质的改变并不影响生物大分子的功能，提出了“中性突变”的概念，并认为既然“中性”突变不受自然选择的作用，所以生物的进化是“中性突变”在自然群体中进行随机的“遗传漂变”的结果。这就是人们所说的“非达尔文主义”进化学说。这个学说被认为是向以自然选择为基础的达尔文主义进化论的挑战。

非达尔文主义进化学说同达尔文主义进化学说有以下几个不同点：

（1）对于突变的作用的认识　非达尔文主义进化学说认为突变大半是“中性”的，不受自然选择的作用；达尔文主义进化学说则认为在某特定环境下生活的生物，是最适合于这个环境的生物，因此产生的突变多半是不利于生物体的生存，所以是有害的。

（2）对自然选择在进化中的作用的认识　“中性突变”既然对生物的生存没有好处也没有坏处，所以自然选择对它不起作用。因此，非达尔文主义进化学说强调随机的“遗传漂变”对基因在群体中的固定和消失起主要作用。这不同于以自然选择为基础的达尔文主义进化学说。

此外，达尔文主义进化学说认为突变是不定向的，而自然选择是定向的；自然选择决定了生物进化的方向。“中性突变”学说则认为中性突变可以满足一个群体或物种生存下去的三个条件：适应性、稳定性和变异性。遗传的稳定性和变异性是相辅相成的，生物通过稳定的遗传来维持现在的适应要求，又通过遗传的变异，得以保存对未来环境变化的适应潜力，中性突变既不影响当前环境下生物的生存能力，不改变遗传的稳定性，又积累了应付无法预见的新环境的遗传可变性。但由于强调了随机的“遗传漂变”在进化中的作用，因此进化中的偶然因素，或进化的偶然性大大增强了，从而引起不同意见的批评。

（3）对于进化的速率的认识　非达尔文主义进化学说认为

进化的速率由中性突变的速率所决定，中性突变率也就是核苷酸或氨基酸的置换率，这是恒定的，它同生物的每一世代的时间长短无关，只取决于绝对时间。

这也不同于达尔文主义进化学说。因为从自然选择理论来看，进行有性繁殖的生物进化，自然选择是一代接着一代起作用的，细菌的一个世代不到半小时，果蝇的一个世代是三个星期，玉米的一个世代是一年，人的一个世代为三十年，红杉的一个世代长达几百年。因此，进化的速率取决于环境变化的快慢，生物世代的长短。

关于非达尔文主义进化学说还存在很多爭论，主要爭论之点在于：有沒有眞正的中性突变；这样的进化的偶然性成分太大，任何一个具体的物种或个体的出现都成了无法预见的偶然事件；非达尔文主义进化是不是进化的主流等。这些爭论还需有进一步的实验检验。非达尔文主义进化学说只是分子进化学说中的一种。①

五、物种形成

生物界的个体是形形色色，十分多种多样的。但我们可以把所有的生物分门别类，把相似的个体列入同一个“物种”，把类似的种归入同一个“属”，把类似的属归入同一个“科”，等等。那么，怎么样的个体可归入同一个“种”？怎样的个体必须分别归入同一个“属”中不同的“种”？现在我们先说明什么是种，然后探讨新种是怎样起源的。

1. 物种的概念

分类工作者从实际出发，认为“种”是形态上各别的、遗传

① 有关这方面的材料可参阅《自然杂志》1979年第6期，赵寿元：《非达尔文主义进化——一种新的分子进化学说》；自然辩证法通讯杂志社编辑出版的《科学与哲学——研究资料》1979年第3期。

上固定的生物类群。我们知道，种内的个体是存在变异，是各不相同的，但变异又有一个范围，这个范围本身在遗传上是“固定”的，这个范围就是“种”的范围。举个例子来说，种内变异最常见的是两性差异，鸳鸯的雌雄个体在羽毛方面的差异很大，似乎大于种间差异；我们不仅知道它们只是彼此交配，而不和其它鸟类交配，而且知道它们的后代中，雄的都象父亲，雌的都象母亲，也就是说，这种变异范围在遗传上是“固定”的，因此属于同一物种。又如有些生物有所谓“相”的变异：飞蝗有单生相和聚生相，两者在形态、生理、生态上很不相同。单生相飞蝗的后代可能是单生相飞蝗，也可能是聚生相飞蝗，但不可能是其它昆虫；聚生相飞蝗的后代也是如此，所以这两个相的飞蝗属于同一个种。从这两个例子可以看出，种内差异固然是非常重要的，但它在遗传上是固定的，或者说在遗传上是“连续”的；种间差异就不是这样。不同种之间的变异是“不连续的”，这就是说，这些个体在自然条件下一般不相互交配，如果偶而交配，也不产生后代；即使产生后代也有一定程度的不育，或者很衰弱，很稀少。换句话说，两个种不会因杂交而打破“不连续性”。

这样，物种实际上是彼此杂交或彼此可以杂交的一个自然群体，是享有一个共同基因库能进行杂交的个体的最大的生殖群体。

变种是物种存在的一种形式。物种可以有两种情况：一种情况是从表面上看，种内所有个体几乎完全相同，彼此间只有微小的差异；另一种情况是物种的分布范围非常广泛，种内个体间的差异很大，人们把具有同一种变异性状的个体集合起来称之为这个种的一个变种。因此，变种是指种内具有相同变异并且已有相当多的个体的一个群体。这是生物分类学上物种以下的分类单位，一般多用于植物，在动物分类学上比较少用。

亚种也是生物分类学上物种以下的分类单位。每一物种都有一定的自然分布区和一定的生态条件，如果一个物种分布比较广

泛，则可把在同一地区、或同一地区不同生态条件下具有相同变异的个体归为亚种，亚种是由于地理上的隔离，在历史过程中适应于栖息地环境特点所形成，具有同邻近亚种相区别的稳定形态特征。如獾有三个亚种，欧洲獾、中亚獾和远东獾，在大小，毛色和颅骨等形态上都有差别。所以亚种一般也称地理亚种和生态亚种。亚种较多地用于动物分类。

亚种和变种有时也有一定区别。如亚种比变种包括得更广一些，它占据很大的自然地理分布区，变种则不一定强调分布状况。有时分类学上把许多个变种集合为一个亚洲。

2. 物种形成与隔离

种内变异从"连续"的发展到种间的"不连续"变异，其关键在于隔离。隔离使本属种内的变异发展成为种间的差异，从而形成新种，新种形成后，个体之间的差异继续发展，分布区继续发生迁移和分开，这又属于种内的"连续"变异。所以说，"连续"的种内变异，通过隔离发展为"不连续"的种间差异，然后又继续发生"连续"的种内变异。

总的说来，隔离使群体分化，达到新种形成。

隔离可以有以下几种：

（1）地理隔离　地理隔离是指两个群体分布的地区，在空间上彼此隔开，两个群体的个体之间沒有可能进行交配，因而阻止了基因交流。例如，同一种陆生螺类生活在好几个山谷里，彼此之间由于有难以逾越的高山所阻隔而无法交配。又如同一种淡水生物生活在几个海岛上，相互间有海水阻隔而无法交配。

地理隔离是物种形成中的第一步，接下去是生殖隔离；就是说，如果一旦发生某种地质变迁，原来被地理障碍所隔离的同一个种的不同群体又重新碰到一起时，由于生殖隔离也不能再相互交配，这样通过地理隔离，生殖隔离就能形成新种。

（2）生殖隔离　物种形成的主要关键在于生殖隔离。不

过，这里所说的生殖隔离是指野外自然条件下，有时在实验室里或试验田里可以做到种间杂交，而且各代杂种的生活力和生育力也都正常，但这不能作为这两个种合并为一个种的理由。只要它们在自然环境下有生殖隔离，就足以证明它们在自然界中是不同的种。

生殖隔离有好几种机制，可划分为两大类。一大类是受精前的生殖隔离，一类是受精后的生殖隔离。

受精前的生殖隔离

可以分季节隔离，心理隔离，受精隔离三种情况。

季节隔离是指两个种的生殖季节没有共同的时间。一般生物都有一定的生殖季节，动物有发情期、交配季节，植物有开花季节等。例如菊科萬苣属的 *Latuca canadensis* 和 *L. graminifolia*，在美国东南部很大面积上生长在一起，都是路旁的野草，人工杂交完全可育，但在自然界中，前者在夏季开花，后者在早春开花，因此成为形态上各别的两个不同的种。

心理隔离主要是指有求偶行为的动物。异性个体之间的求偶行为不同，所以不能相互交配。例如，有两种亲缘很近的鱼类 *Gasterosteus aculeatus* 和 *G. pungitius* 都是先筑巢，然后雄鱼把雌鱼引入巢内交配，但两者的求偶行为不同。前者的巢筑在水底，巢只有一个进口，它们的求偶动作是雄鱼先在雌鱼面前作一定型式的游泳，然后追使雌鱼进巢；后者的巢则悬挂在水生植物上，巢有一进口和一出口，在求偶行动时，雄鱼以一定型式向巢游去，雌鱼跟着自动进巢。因为有这些生殖行为上的差异，所以虽然在实验室里可用人工受精的方法产生杂种，但在自然界中，很少能产生自然杂种。

受精隔离指的是体内授精动物在交配受精后，体外授精动物在释放配子后，植物在花粉到达柱头以后，在一系列反应出现有某种不协调，使雌雄配子不能结合。例如茄科曼陀罗(Datura)，花粉管在异种花柱内生长速度比在同种花柱内低得多，有时甚至

在异种花柱内破裂。

受精后生殖隔离

这里讲的种间隔离机制，都是在杂种子一代（F_1）合子形成以后起作用，或是使 F_1 合子不能生存，或是不能发育到性成熟阶段，或是使 F_1 杂种不育，或是使子二代（F_2）以后各代中带有杂种基因组合的人体不能生存或不能生育。总之，这种隔离是影响种间杂种后代的个体发育过程。

杂种不能成活可表现在个体发育的各个阶段上。亚麻 L. *perenne*♀ × L. *avstrianum*♂，可得到成熟的杂种胚胎，但不能穿破种皮（母体组织）因此种子不能萌发，若用人工帮助把种皮剥掉，就能长成健壮可育的杂种植株。在反交 L. *austrianum*♀ × L. *perenne*♂中，杂种胚胎不能充分成熟，但若把这胚胎从胚乳中放出，培养在培养液中，就能完成胚胎发育，以后可以萌发成健壮可育的植株。这说明杂种不能存活的原因是杂种胚胎与杂种胚乳之间不协调。

杂种不育的原因可以多种多样。例如，由于性腺内生殖细胞没有分化，由于减数分裂的缺陷，马和驴杂交生下的骡的可育性极低。根据细胞学的研究，知道马、驴和骡的染色体数目不同。马是64，驴是62，骡是63。它们的染色体的形态也有明显差异。杂种在形成生殖细胞时，染色体不能正常配对，从而出现不规则的分布。这样，精子或卵的染色体组就不

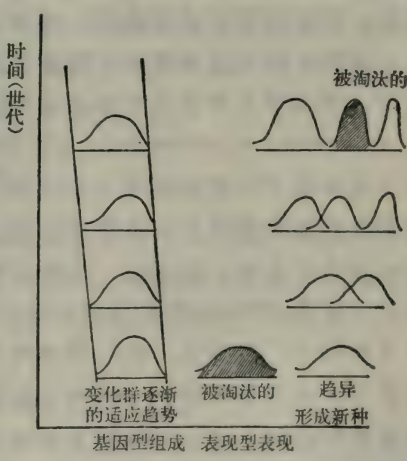


图9.15 一个群体逐渐趋异形成新种的示意图

平衡，不能正常受精，或受精后不能正常发育，从而造成不育。

3. 物种形成的方式

物种形成的方式至少有两种主要方式，一种是渐变式，一种是爆发式。

（1）渐变式新种形成　这是一种常见的新种形成方式，通过突变、选择、隔离等过程，从一个种先形成若干地理族或亚种，然后建立起一套生殖隔离机制，进而形成一个新种。从一个亲本种孕育出一个新种，需要很长时间。

图9.15表明一个群体随着时间的推移，逐渐分化趋异形成新种的渐进过程。在这种新种形成中，遗传隔离机制是逐渐形成的，是通过许多微小的变化（单个突变，每一代的自然选择），逐渐完成最后的巨大质变。

（2）爆发式新种形成　这种方式主要见于植物界，就是远缘杂种通过染色体加倍后形成新种。这种异源多倍体可以很快地出现，所以同渐变式相比较，可称之为爆发式。

异源多倍体是指两个不同种杂交后得到的杂种再经过染色体加倍。例如萝卜甘蓝是由萝卜（*Raphanus sativa*，$2n=18$）和甘蓝（*Brassica oleracea*，$2n=18$）杂交，得到的杂种 $2n=18$。这两个亲本属于十字花科中不同的属，是比较远缘的，萝卜的染色体和甘蓝的染色体之间沒有对应性，F_1杂种在第一次减数分裂时，形成18个单价体，后期时，单价体的分离完全随机，非常不规则，因此 F_1 产生的配子几乎全部不育。但这种杂种偶而结了少数几粒种子，发芽后，有一棵植株长得株形很大，根象甘蓝，叶象萝卜，而且是可育的，检查它的染色体后发现$2n=36$，这说明染色体数目加 3 倍，它的染色体来自两个不同的种，所以叫异源四倍体。

但是，爆发式的物种形成方式决不是李森科所说的一个物种飞跃地变成另一物种，不是象他在《农业生物学》里所写的："一

个物种在不合适的或不太合适的外界环境作用下，在植物体内产生了更适合于这种环境的其它物种的颗粒。这些颗粒形成了未发育完全的器官（花蕾或种子）由此发育成其它物种的个体”。因为事实上并没有象李森科所报道的小麦变成了黑麦，大麦变成了燕麦，枞树变成了松树等。

六、人类的出现和进化

根据前面介绍的情况来看，地球的所有生命都是在遗传、突变、选择、隔离等因素的作用下进化和出现新种的。人类的出现是否也遵循这种一般的自然规律，还是另外有其独特的规律？

从猿到人必定是经历了猿，亦猿亦人、亦人亦猿等阶段，最后才出现人类。我们所说的从猿到人就是指人类出现以前非人的灵长类的进化过程。在生物分类学上，猿是一个物种，人是另一个物种，因此，从猿到人，人类的出现，必定服从于一般的生物进化规律，如果适用于其它生物出现的规律不能适用于人类的出现，那么人类的出现就不是生物界进化的产物，而成了超乎其它生物之上的，由上帝创造的“神物”了。

1. 人类起源于动物界

一般说，除了少数虔诚的宗教徒外，人起源于动物界，猿是人类的祖先，已经得到了普遍承认。我们知道人类的祖先是中新世和上新世的远古灵长目，这一时期距今二千万年到三、四百万年前。

人类起源于动物界有很多证据：

从解剖学上看，人体的所有重要器官如心脏、脑、骨骼等，哺乳动物也都有；人体还有一些退化的和不发达的器官如盲肠、耳肌等，也都是一些动物身体上的正常器官，表明这部份器官出现在人类祖先的身上，后来才逐渐消失。在人体上偶而会出现返

祖现象：如有的人身上长一条尾巴；有的人的脸上和全身长着茂密的长毛，出现了所谓的“毛人”、“毛孩”，有的妇女出现多个乳头。这些返祖现象说明人类的祖先是长尾巴的，多乳头的，长毛的动物。

从胚胎学上看，人的胚胎在第三、四周时的形状有点象鱼，手和脚象鱼的鳍，头部两侧有象鱼的鳃裂。人的胎儿也有尾巴，后来逐渐消失而留有尾骨。第五、六月时胎儿除手掌和脚掌外全身长有很密的细毛，直到分娩前不久，细毛才脱落，这也是说明人和动物有着亲缘关系。

从蛋白质的氨基酸成分来看，也就是从分子水平上看，许多重要的蛋白质如组蛋白Ⅵ，细胞色素C，核糖核酸酶，胰岛素等，人和动物都有许多同源部份；就是说，人和动物的某一种相同的蛋白质，都有不少相同的氨基酸组成。这也说明，人是由动物进化而来的。

人不仅同一般哺乳动物有亲缘关系，同类人猿的亲缘关系更为接近。现在生存的类人猿有四种：长臂猿、大猩猩、猩猩和黑猩猩。其中特别以黑猩猩更类似于人。如无尾、沒有臀疣，和人一样一般都是32只牙齿；胸部有一对乳头，雌性也有周期性的月经，怀孕期为8、9个月。血液成分接近，也有不同的血型。猿胚发育和人胚发育相似的时间最长。

那么，猿是怎样进化为人类，人类是怎样出现的呢？

2. 劳动在人类出现中的作用，劳动是创造因素还是选择因素？

关于从猿到人的进化问题在“从猿到人”一讲中将会有详细的讨论，在这里只简要提一下。人类的祖先——某些地区的古猿原先居住的森林可能由于冰川、严寒而逐渐消灭，也可能因造山运动，使原先溫湿的气候变为干燥，森林凋萎，结果被迫下到地面生活。这时，形态结构适合于地面生活的古猿得以生存和繁殖

后代。地壳变化，气候寒冷造成森林消失，都成了选择因素，也就是说，具有适应于地面生活的形态结构的古猿被选择了下来。

在广阔原野上寻找食物时，与寻找食物时利用天然物作为觅食御敌的手段联系了起来。人类的祖先古猿的体格比人类大而粗壮，这样巨大而有力的灵长类单靠前肢——手的打击动作无疑可以很容易地杀死许多种动物。许多手持“工具”——棒、骨头或石块的使用，更进一步增强了这种杀伤力。这意味着，凡是身体能够直立，前肢能够更灵活地创造、使用“工具”的古猿，就能取得更多的食物，有更大的生存机会，在自然选择的压力下，能更好地保留下来和实现进化。反之，身体不能直立，前肢不能发展为灵活的手的古猿，在生存竞争中，在自然选择下被淘汰了。

同时，武器的使用使得武器使用者的体格即使比较小，也不会降低其杀伤力，不会影响其捕猎食物的能力；相反，体格变小意味着活动速度和灵敏度的增加，而且生命活动所需的热量也相应地减少，这在食物缺乏时是生存下来的一个有利因素。因此，古猿进化到人类时，体型逐渐地趋于减小。

这样，身体的直立，前肢变成手等都是有利于制造和使用工具，有利于生存的因素，凡是具有这类性状的个体就能更好地保存下来继续进化，反之就被自然选择所淘汰。所以从猿到人的进化，一定也象其它动物一样不是直线地进化，一定也有许多分支，而许多分支都在自然选择的压力下灭绝了。

如果我们把制造和使用工具称之为劳动，那么，在从猿到人的进化过程中，劳动是一种选择因素。凡能劳动的，就能更好地捕得食物，生存下去繁殖后代。在人类出现以前，从猿到人过程中的这种劳动，也许可称之为“动物式的本能劳动”，同人类出现以后的自觉的、特殊的人类劳动有根本的差别。这种差别是怎样形成的，同猿脑怎么进化成为人脑，动物的意识怎么进化成人类的自觉意识和思维活动密切有关，但目前关于这方面的知识还极其贫乏，需要有更多的科学实验和事实材料才能提出有说服

力的学说。

3. 人类的进化

在人类出现以后，地球上生物进化是不是到达了顶点，人类还在进化吗？人类还受不受自然选择的作用？

人不同于猿。人类出现了自觉意识，组织了生产劳动以后，能在不同程度上按照自己的意志能动地改造自然，使自然界适合于自身的一定目的。但这并不意味着人类已完全脱离了自然界。人作为社会的人，在阶级社会出现后作为一定阶级的人，有控制和统治自然界的一定的力量，但人作为生物学的人，还有服从一定自然规律的自然本质。这是因为人一方面是基因的产物，一方面又是社会的、文化的产物。因此，人类既能对抗自然选择的压力，又在一定程度上受到自然选择的作用。

例如，衣着、房屋、食品生产和贮存等等都使人类不依赖于环境条件的变化，抗御过去曾经是对人类生存的选择压力。医疗、药物等的发展，也使人类能有效地对付疾病，使一些在过去本来会死亡的人存活下来，本来会夭折的人能留下后代。尽管如此，从生物学的观点来看，自然选择还是在起作用的，如不同的人对同一种病原体或致病因子会有不同的感病性，生活在同一环境中或相似条件下的人们，有的生病有的不生病，寿命也有长有短。这在环境污染情况下表现得尤其明显。因此，污染的环境，肿瘤的诱发因子等，也许是今后产生自然选择压力的重要因素，会对人类的进化产生影响。

人类的进化表现为人类基因库内各种基因频率的变化。由于科学技术的发展，人作为社会的人，有可能影响基因频率的变化，从而影响到人类的后代和未来，也就是作用于人类的进化过程。人类控制和改造人类群体中基因频率的途径有三：

（1）优境措施——优境学（Euthenics）这是提供最好的环境条件，使每一种基因型得到最大限度的表达。我们知道，表型是基因型同环境相互作用的结果。优境的措施就是改善营养、办

好教育和保健等，使各种基因型都能生存下来，并得到充分表达。

（2）优形措施——优形学（Euphenics） 这是设法减轻或缓解遗传缺陷的有害症状，使人们外表看上去很健康，或者说，使人们有一个良好的表型，尽管基因型还是有缺陷的。比如说，可以采取下列措施从表型上治好遗传病：

增加某种缺少的产物：

胰岛素——糖尿病

抗血友病球蛋白——血友病

丙种球蛋白——丙种球蛋白缺乏症

甲状腺素——家族性甲状腺肿

人体生长激素——垂体性矮小症

限制某些物质

限制食物中的苯丙氨酸——苯酮尿症

限制食物中的半乳糖——半乳糖血症

限制食物中的果糖——果糖不耐症

限制食物中的蛋白质——精氨琥珀酸尿症，瓜氨酸血症，高氨血症，高精氨酸血症

药物治疗

苯巴比妥——胆红素血症，Crigler-Najjar 综合症。

D-青霉胺——肾母细胞瘤

吡哆醇——原发性高草酸尿症

免疫抑制

Rh_0 免疫球蛋白（Rh_0 GAM）——母子间 Rh 血型不相容性

外科手术

摘除眼球晶体——遗传性白内障

摘除眼球——视网膜母细胞瘤

切除脾脏——球形红血球性贫血症

切开瓣膜——幽门狭窄

肾移植——多囊肾，Fabry 症

这样治疗的结果，使一些遗传病患者恢复正常功能，能生存下来并留下了后代；可是，造成这些病的病因——有害的基因并未除去，也未得到治愈，本来在自然选择下要被淘汰的，现在却保留了下来。随着有可能在表型上治愈的遗传病的增多，在后代中，不正常的基因的频率将会增加。这样，从人类进化的角度看，权衡优形措施的利弊得失，就成了一个难题。解除了当代遗传病患者的苦痛，会不会增加后代遗传病患者的出生数目增加？会不会使人类基因库中有害基因的频率？会不会对人类的进化产生不利的影响？

这固然是医学和生物学的问题，但在更大程度上是社会问题，是伦理学问题。

（3）优生措施——优生学（Eugenics）一百多年前，高尔顿（Galton）把他表兄达尔文的进化概念推广到改良人种的研究，创立了优生学。优生学是想按照自然界的规律如自然选择来实现人种的"改良"，就象动植物育种家所做的那样。

优生措施有两种，一种是设法减少或消除对人类有害的遗传性状（基因）的出现，这是预防性优生学或消极优生学。目前采用的遗传谘询和产前诊断，发现胎儿异常建议作治疗性流产，使遗传病患者不能出生；规定遗传病患者不能结婚，不应生育等，都属于这一类。另一种是提出一些措施鼓励那些被认为是有利于人类的遗传性状得以存在和增加，这是演进性优生学或积极优生学。例如，有人提出利用人工受精，胚胎移植，建立精子银行，甚至"无性繁殖"等方法，使"优秀的人"、"天才"得以大量"复制"和"增殖"。可是，有沒有天生的"优秀的人"或"天才"，都还是个问题；同时，什么是"优秀的"，也不是一个单纯的生物学问题，何况每一个人的基因组里至少带有 3 到 5 甚至10个有害基因，沒有一个人会是尽善尽美的。因此，有沒有眞正的积极

优生措施，还是值得怀疑的。

总之，不妨这么说，消极优生学应积极推广；积极优生学可以消极对待之。

人类接受自然选择的作用，同时又抗御着自然选择的压力；人类一方面设法消除有害基因的不良影响和后果，可是另一方面又在保留甚至增加后代中的有害基因。人类将向什么方向进化呢？

作为社会的人，作为文化的产物，随着科学技术的发展，对客观世界发展规律的认识日益深入，越能发挥人类改造自然，改造世界，建设社会的主观能动性。从这个意义上说，人类必将遵循科学社会主义学说所揭示的规律前进，创造出美好的环境条件，使每个人的基因型都能最大限度地得到发达。至于作为生物学的人又将怎样进化呢？有人说，今后人类主要是智力的发展，人类的体型、结构以及器官、组织必将按照这个发展出现相应的变化，因此人类将进化为生物学上的“超人”(Homo Superior)。可是，也有人说，由于人类智慧的发达，将使许多本来会面临夭折、死亡的遗传病患者得到拯救，结果存活下来的人的基因组里将是有着大量的有害基因，在遗传上受到很大的损伤。因此，从这一点来说，人类将退化成为生物学上的“劣人”(Homo inferior)。

所有这些都是猜测甚至臆想。随着人类对自身、对周围事物认识的加深，人类驾驭客观世界、指导自身发展的能力必将日益加强，人类是不会朝向毁灭自身的方向发展的。但是，影响人类身心健康的环境污染、公害等，则必须从现在起就认真加以注意和对待。

现在可以这么说，生命起源和进化问题，不仅是生命科学中的重要课题，而且同哲学、其它社会科学密切有关，所以应该引起自然科学工作者和社会科学工作者的共同关心，从各方面进行探索和研究。这样，不仅可了解过去岁月中的进化，也许会有助于预示未来的变化。

复习思考题

一、生命是什么?

1．生命是物质的运动形态，怎样认识生命运动的物质基础和基本特性?

二、地球上生命的起源

1．地球上生命起源的基本条件。

2．出现最简单的生命形态可以有哪些可能途径。

三、生命是怎样进化的

1．生物进化的主要证据。

2．选择在进化中的作用；你对拉马克提出的"用进废退""获得性遗传"是怎么认识的，试举例说明。

四、分子进化

1．为什么比较分析不同物种的生物大分子的组成，可以找出彼此间在进化上的关系?

2．你怎么认识达尔文进化学说和非达尔文进化学说?

五、物种形成

1．物种形成的几个主要环节：突变、重组、选择、隔离，各自在物种形成中的作用。

2．物种形成的可能方式。

六、人类的出现和进化

1．人类是动物进化而来的，怎样认识人的生物性和人的社会性。

2．人类是否仍在进化? 怎样进化?

第十讲 从猿到人

吴汝康

一、绪 论

1. 人类起源研究的意义

从猿到人或人类起源问题是重要的基本理论问题，是人类历史的第一章。人类起源研究也是辩证唯物主义和历史唯物主义的重要科学根据之一。人类史连同天体史、地球史和生物史，可以帮助我们建立辩证唯物主义的世界观，批判形而上学和唯心主义。

我们人类自己是怎样起源的呢？小孩们便常常会问，人是哪里来的？回答是爹妈生的。但是一代一代往前推，最初的人究竟是哪里来的？是自然产生的、由动物进化来的，还是上帝或神创造出来的？这就涉及人类起源的唯物主义观点还是唯心主义观点的根本问题。

中国是人类起源和发展的重要地区，中国的古人类研究在国际上有着重要的地位，中国有着极为丰富的古猿类、古人类化石和其他有关的材料，又有着马列主义、毛泽东思想的指导，因此为了进一步发展人类起源的理论，我们可以作出自己应有的贡献。

人类起源的研究是一个具有国际性的科学课题，单靠任何一个国家的化石材料是不可能解决这个问题的，需要各国科学工作者的共同努力和合作，需要经常性的国际交流。另外，人类起源问题是涉及人本身的问题，是全世界各国人民都广泛感兴趣的问题。我们可以通过人类起源的科学事实，宣传唯物主义的人类起

源理论。

在人类起源问题上，长期来存在着唯物主义与唯心主义、辩证法与形而上学的剧烈斗争。这种斗争至今仍在继续着。当前美英等西方国家的人类起源研究中有两种值得注意的动向。

近来，在西方国家，特别是在英、美，有些自然科学家也在否定进化论，竭力宣扬上帝造人的特创论。例如1977年7月30日的英国《太晤士报》上，就曾发表过伦敦大学物质科学系主任安德鲁斯教授（Edgar Andrews）的谈话，他说："越来越多的人正在舍弃达尔文的进化论而赞成包括亚当和夏娃故事的特创论。"在美国，1970年加利福尼亚州教育厅就规定：中学生物学教科书要同时讲进化论和特创论。他们认为，进化论是一种理论，特创论也是一种理论。有些科学资料可用进化论来解释，另一些科学资料用《圣经》的特创论可以更好地来解释。近几年来，美国还出版了不少反对进化论，宣扬特创论的书刊和连环画等。由于研究生物进化和人类起源的主要实物是化石，于是在1972年出版了一本小书，书名就叫《化石说，进化是不对的》，这本书1973年再版，1973、74、76年三次重印，风行一时，作者是一位名叫吉什（Duane T. Gish）的生物化学博士。所以公开提出支持特创论的，并不都是宗教界人士，还有不少是具有博士和教授头衔的自然科学家，其中有搞生物物理的，也有搞尖端技术的。1976年一位莫里斯博士（Henry M. Morris）还用热力学第二定律来证明生物是闭合系统，而不是开放系统，进化是完全不可能的等等。这些利用现代科学伪装的论点，有很大的欺骗性。

在美国，进化论与反进化论的诉讼案件还在不断发生。大家知道，1925年田纳西州的生物学教师斯科普等（John T. Scopes, William Jennings Bryan & Clarence Darrow）由于讲授进化论，否定圣经上帝造人的说法而被田纳西州的法庭判罪的著名案件。可是直到1967年，该州禁止在公立学校讲授进化论的法律才被废止。而密西西比州和阿肯色州的这种法律直到1968年才被废

止。这才终止了美国各州的这种法律。

可是近几年来，美国各州都有一些人在要求给特创论以与进化论相等的讲授时间。1979年在美国首都华盛顿又发生了一件进化论与反进化论的诉讼案。史密森协会(Smithsonian Institution)花费了46,3200美元，准备了一个人类起源进化理论的展览，有人控告说，在政府支持的机构的展览中，圣经的解释应当与进化论有同等的体现，或者干脆禁止进化论的展览。这次诉讼是进化论胜利了，联邦特区法庭判决该协会在展出人类起源时，无须同时展出特创理论。

另一个值得注意的动向是所谓“社会生物学”这门新学科的出现。1975年美国出版了一本近七百页的大书，书名是《社会生物学——新的综合》，著者是美国哈佛大学的动物学教授威尔逊(Edward O. wilson)。近几年来，这本书首先在美国，然后在英国和其它西方国家里引起了激烈的爭论。

“社会生物学”利用了近十多年来居群生物学和动物习性学的新成果，吸取了对达尔文进化论的自然选择学说从个体水平提高到群体水平的新解释，提出人类社会中人的各种行为，可以追溯到动物中的遗传基因的进化因素。实质上这是社会达尔文主义的新变种，为民族压迫、侵略战爭、种族歧视、妇女歧视等提供理论根据，已经引起了严重的社会后果。因此，运用科学事实对这种思潮进行斗爭，就成为我们理论战线的重要任务之一。

2. 对人类历史的认识过程

人类的历史究竟有多长？这是一个很多人都关心并感兴趣的问题。随着科学实践的发展，特别是新的人类化石的发现，人们对这个问题的认识也在不断发展和深化。

在十九世纪上半叶以前，很少有人想到人类的历史会超过几千年之久。当时欧洲流行的仍然是上帝造人的说法：根据十七世纪英国厄谢尔(James Ussher)大主教(Archbishop of Armagh)

的年历，第一个人是在公元前4004年被创造出来的，牛津大学副校长 John Lightfoot 牧师更宣告，确切时间是在10月23日上午9时。

十九世纪后半叶，在欧洲的一些地点发现了尼安德特人或古人类型的化石和一些旧石器。在革命导师恩格斯写作《劳动在从猿到人转变过程中的作用》时（1876年）做为人类起源研究所依据的主要直接证据的人类化石在当时被发现的还很少，而当时知道的只限于1856年在德国发现的尼安德特人化石和1868年在法国发现的克罗马农人化石，并且由于宗教势力和“权威学者”的压制和反对，尼人化石并沒有得到普遍的承认。

十九世纪末和本世纪初，在世界各地发现了大量的尼人化石和其它的古人类型的化石以及旧石器时代文化遗物，确立了尼人在人类进化系统中的地位，把人类历史向前推到一、二十万年之久。

早在1868年，德国的达尔文主义者海克尔（E. Haeckel）就曾预言，在化石记录上一定存在过一种猿和人之间的过渡类型，他称之为“无语猿人”（*Pithecanthropus alalus*，沒有语言的猿人）。以后，一个美国记者把它叫做“缺环”（“missing link”），意思是它是人和猿之间尙未找到的缺失链环，这个通俗名称至今仍被沿用。德国的“学术权威”维尔和（R. Virchow）把这个后来被证明是有猿人存在的科学假设攻击为沒有事实根据。但是这个科学的假设却在一个青年科学工作者的心中激起了希望。这个青年科学工作者就是荷兰的青年医生杜布瓦（E. Dubois），他受德国和英国科学界中的进化论思想的影响和鼓励，积极地想寻找这种人类进化过程中的“缺环”。他是海克尔过去的一个学生，海克尔的著作对他影响很大。海克尔曾强调长臂猿的某些解剖特征与人的特别相似。当时印度尼西亚是荷兰的殖民地，地处热带，是很多种灵长类特别是长臂猿和猩猩之家，因此杜布瓦就来到了这里。

经过数年的努力，1890—1892年杜布瓦终于在爪哇先后找到了人的一小块下頜骨（1890），一个头盖骨（1891）和一根大腿骨（1892）化石。头盖骨带有明显的原始性状，如眉脊粗壮，头骨低平，骨壁很厚，面部和牙齿都比较粗大，脑量不过八百毫升左右；而大腿骨则和现代人很近似，表示已能像现代人那样地直立行走。于是他在1894年发表的专著中，将其定名为“直立猿人”（*Pithecanthropus erectus*），他相信直立猿人是现代人的先驱。

1895年，杜布瓦带着爪哇猿人的标本回到荷兰，把它公之于世，立刻引起了一场爭论。当时有着三种意见，一种意见认为爪哇猿人是原始的人，虽然比较粗壮一些。杜布瓦本人认为它既非猿，也非人，而是猿和人之间的过渡类型。维尔和以及受他影响的一些人则认为它根本不是人，而是一种已经绝灭的大型的长臂猿。

以后几年中，意见、看法愈来愈多：猿、人、过渡类型、白痴、畸形的人……。

当时怀疑和反对来自各个方面。有人怀疑这些化石的地质时代；有人不相信一根肯定是人的大腿骨怎么能与像猿的头骨配在一起；而宗教势力则更是极力反对，他们仍然坚持说，亚当才是人的祖先，爪哇的这个半猿半人的动物根本不可能是人的祖先。

1927年在我国北京周口店发现了北京猿人的牙齿，1929年发现了第一个头盖骨，以后在同一个山洞里不仅发现了更多的猿人头盖骨和一些肢骨，还发现了大量的石器和用火的遗迹，于是猿人是早期的原始人类的论点才逐渐被广泛接受，猿人在人类进化系统中的地位逐渐被确定。这就把人类历史向前推到了五十万年。（以后由于相对和绝对年代的测定而推到了大约一百万年，近年来的数据表明可能早达大约二百万年。）具有讽刺意味的是爪哇直立猿人化石的发现者杜布瓦在他死前三年（1937），由于受到强大的压力，还发表了一篇文章，否认他的发现是过渡的猿

人，而只是一种硕大的长臂猿。

北京猿人的头盖骨和大腿骨也和爪哇猿人的类似，头盖骨具有明显的原始性状，而肢骨则和现代人相似。在三十年代，国外如法国的布勒（M. Boule）和沃弗锐（R. Vaufrey）曾有一种解释，说什么周口店发现的化石代表两种人，头骨代表一种原始的人，而肢骨和物质文化（石器和用火遗迹）则代表一种进步的人，具有原始性状的头盖骨是进步的人猎取获原始的人取食脑子后而遗留下来的。直到最近，西方国家出版的书籍有的还在传播这种说法。这种解释显然是企图为弱肉强食的种族主义提供历史根据。以后类似的情况也发现于东非的坦桑尼亚。种种事实表明，这是猿人体质形态的一种普遍现象。现在，猿人化石已在亚、非、欧各洲的许多地点发现，特别是在我国，不仅北京猿人的化石和石器有了更多的发现，还有比北京猿人更早的陕西的蓝田猿人化石和石器、云南的元谋猿人化石和石器，此外还有湖北郧县和郧阳县的猿人牙齿化石和大冶的石器，河南南召的猿人牙齿化石，在贵州黔西观音洞也发现了猿人阶段的石器。

从1924年开始，在南非（阿扎尼亚）发现了比猿人更早的南方古猿的化石。由颅底和肢骨等化石判断，南方古猿已能两足直立行走，虽然还不完善。但是头部还很原始，脑量平均不过五百毫升，在现代大猿脑量的变异范围之内。同样由于进步的肢骨和原始的头骨相结合，于是南方古猿究竟是属于猿的系统还是人的系统，也引起了激烈的争论。

近廿年来，在东非的坦桑尼亚、肯尼亚和埃塞俄比亚等国的许多地点，有了南方古猿的一系列重要发现，在我国湖北建始也发现了可能是南方古猿的牙齿。这些发现肯定了南方古猿类与人的系统的关系。南方古猿类的年代从四百万年到大约一百万年前，在大约三百多万年前，其中一些进步的类型发展成为完全形成的人，开始能制造工具，进入了真人（早期猿人）的范畴，可能的代表如肯尼亚发现的“1470号人”和坦桑尼亚发现的“能人”等，

其余的南方古猿则特化成为人科的旁枝。

从本世纪初开始，在南亚和东非等地还陆续发现了一类古猿化石，叫腊玛古猿。它们大约生活在一千多万年到八百万年以前。从形态特征来看，它们已从猿的系统分化出来。某些体质形态特征和后来出现的完全形成的人或真人具有一定的继承性。有人推测它们已具有初步直立行走的能力，可能已会使用天然工具谋生。关于它们的系统地位，目前还有不同的看法。我们认为，它们很可能就是恩格斯所说的从猿到人转变过程中的“过渡期间的生物”，是从猿到人过渡阶段早期的代表，而南方古猿的某些早期类型则可能是这个阶段晚期的代表。至少它们是接近于这些过渡类型的化石。

这样，从腊玛古猿、南方古猿的早期类型、1470号人及能人、爪哇猿人、北京猿人到古人、新人一系列化石的发现，辩证地展示了从猿到人的转变过程以及随后的人类发展，为进一步探讨人类起源和发展的规律，为恩格斯劳动创造人类的科学理论提供了具体的化石证据。

这些年来古人类学和考古学的新发现，增加了我们对人类起源问题的新认识。同时随着研究的深入，也提出了新的问题，包括一些理论性的问题。

二、人类的产生

1. 人类起源的时间和地点

（1）人类诞生的时间　人是从古猿进化来的，那末，人是在什么时候从猿的系统中分化出来的呢？对这个问题，目前还没有定论。

根据世界各地发现的第三纪上新世和中新世的古猿类化石，一般认为人类大概是由一千多万年前的古猿发展来的。但对这种看法也有不同的意见。

近年来有人应用分子生物学水平的现代生物化学方法，确定非洲大猿与人有最近的亲缘关系，如人的血浆蛋白与大猩猩和黑猩猩的相似程度，大于两者之中的任何一种与猩猩或长臂猿的相似程度。由染色体的数目和形状也得到相似的结论。并根据蛋白分子的进化速度，推算出人与猿分歧发展的时间离现在不过五百万年，最多不超过六百万年，这种看法与现有的化石证据有很大的出入。

但是，根据现有的化石证据，人类开始从猿分化出来的时间，至少是在一千万年以上。

关于人的系统（人科）的范围，也有着不同的意见。一般主张包括从猿下地以后，开始向人的方向发展的整个过程，标志是能两足直立行走。

至于人类开始制造工具的时间，目前虽然还有不同意见，但一般认为是大约或至少是三百多万年前。

（2）人类诞生的地点　人类起源的地点，一般是用各大洲可能性的大小来逐一加以说明的。逐一排除可能性很小和较小的地点，从而得出人类最可能的起源地点。

人是从古猿进化来的。在几百万年前，在南极洲，最高等的陆上动物只有企鹅（鸟类）。大洋洲不但沒有猿猴，也沒有高等哺乳动物。美洲只有猴类而沒有猿类。因此这些地方都不可能是人类起源的地点。剩下的是欧洲、非洲和亚洲。

在欧、非、亚三洲的广大地区，都发现过第三纪中新世及其后的猿类化石。但是中新世以后属于人科的化石，主要发现于非洲和亚洲。而且从理论上推测，最早的人类总是在较热的地带发展起来的，因而欧洲也不大可能是人类起源的主要中心。

那末，人类究竟是起源于非洲还是亚洲呢？

早在十九世纪后半叶，达尔文（1871年《人类起源》）就提出人类起源于非洲的论点。当时人类化石和猿类化石还很少发现。达尔文主要是根据现生的猿类中最与人相近的大猩猩和黑猩猩都

生活在非洲的事实而提出的，因而在十九世纪后半叶到本世纪初，人类的非洲起源说曾风行一时。

十九世纪末，在印度尼西亚的爪哇发现了直立猿人化石，而爪哇原先是与亚洲大陆相连的。本世纪二十年代以后，在我国北京周口店又陆续发现了大量的北京猿人化石和石器等。这样，猿人化石是当时发现的最早人类的概念，逐渐被广泛接受。亚洲又是另两种猿类——猩猩和长臂猿——分布的地区。特别是从地理位置来说，亚洲是世界各大陆的中心。于是在本世纪前半叶，人类的亚洲起源说代替了非洲起源说。

从本世纪二十年代起，在南非有了比猿人更原始的南方古猿化石的发现，材料逐渐增加，经过长期的争论，南方古猿在人科中的地位逐渐确立，从而人类的非洲起源说又兴盛起来，特别是从本世纪六十年代起，在东非各国发现了大量南方古猿类化石和一些早期猿人化石和石器，非洲有着较完整的整个人科系列的化石材料，于是非洲起源说更为流行。

近年来，由于亚洲不仅有可能是人科早期成员的腊玛古猿类化石的发现，而且材料比非洲更多；较晚的猿人（直立人）化石的最早年代为接近两百万年前，也比非洲的为早。又考虑到亚洲在地理上的中心位置，于是有人又提出人类起源于亚洲的说法。1978年5月在瑞典皇家科学院召开的《早期人类的现代论证》的诺贝尔学术讨论会上，美国华盛顿国家癌研究所（National Cancer Institute）的托达罗（George Todaro）提出的意见，引起了与会者的广泛兴趣和注意。他进行了病毒基因序列的研究，即研究病毒脱氧核糖核酸（DNA）碱基的排列次序，它决定遗传密码。在漫长的进化过程中，有些病毒DNA整合到了猿类和人类的DNA中去了，最后成为人类DNA序列（也就是基因序列）的一部分，所以在人类的基因序列中含有病毒基因序列。他的研究结果表明各个人种的病毒基因序列的变异范围是和从亚洲猿类所得的结果相一致的，而与非洲猿类则有相当大的不同，从

而论证人类应是起源于亚洲而不是非洲。

从近百年的历史来看，人类起源于非洲还是亚洲的论点已经有过几个反复，根据一时一地的发现和某一方面的论据，是难于作出最后定论的。从现有的各方面证据来看，可以说非洲和亚洲的广大地区都可能是人类的起源地。但要说明更具体的地区，目前还沒有充分的证据，还有待我们去进行更多的工作。

（3）对《自然辯证法》中有关人类起源时间和地点的修正

关于人类起源的时间和地点，根据新的科学资料，对恩格斯一百多年前在《自然辯证法》中提出的论述应作一些修正。恩格斯说："在好几十万年以前，在地质学家叫作第三纪的地球发展阶段的某个还不能确切肯定的时期，据推测是在这个阶段的末期，在热带的某个地方——大概是现在已经沉入印度洋底的一片大陆，生活着一种特别高度发展的类人猿。达尔文曾经向我们大致地描述了我们的这些祖先：它们满身是毛，有须和尖耸的耳朵，成群地生活在树上"。①

现有的科学资料表明，第三纪离现在不是好几十万年，而是几百万年，一般说是二、三百万年前。人最早从猿的系统分化出来的时期，根据现有的化石证据，不是在第三纪末期，而是在第三纪的中新世或上新世，离现在有一千多万年到七、八百万年。最早制造工具的眞人的出现，是在大约三百多万年前。

关于人类起源的地点，恩格斯根据当时的地质资料，提出大概是已经沉入印度洋底的一片大陆，也就是岡瓦纳（Condwana Land）古大陆的一部分。近几十年来地质学上的证据表明，这片大陆沉入印度洋的时间不是在第三纪，而是在中生代末期。距今七、八千万年前这片大陆已下沉了，当时在地球上不但沒有一种特别高度发展的类人猿，连最原始的猿还沒有演化出来，可是直到最近还有人引证这段话来作为人类诞生地的根据。

① 《马克思恩格斯全集》第20卷，第509页。

根据早期人类化石和猿类化石的发现、现代高等猿类的地理分布以及气候等各种因素，现在可以说人类起源于非洲和亚洲的广大地区。

2. 从猿到人的过渡阶段

（1）关于过渡阶段的理论　人是从古猿进化来的。古猿下地，经过一定的时间以后，开始向人的方向发展，到制造工具的眞正的人出现，其间有一个过渡阶段，而且是一个漫长的时期。制造工具的人（眞人）的出现，根据现有的资料估计，最早不过三百多万年，而古猿开始向人的方向发展的时间，一般认为在一千万年上下。无论这个过渡阶段是多长，但总是存在的。要在人和动物（古猿）之间划一道绝对分明的界限，割断人和动物的联系，这是不可能的，是不符合实际情况的。恩格斯明确指出："…〔**绝对分明的和固定不变的界限**〕是和进化论不相容的——……。"非此即彼！"是愈来愈不够了。……。——一切差异都在中间阶段融合，一切对立都经过中间环节而互相过渡，对自然观的这种发展阶段来说，旧的形而上学的思维方法就不再够了。辩证法不知道什么绝对分明的和固定不变的界限，不知道什么无条件的普遍有效的"非此即彼！"它使固定的形而上学的差异互相过渡，除了"非此即彼！"，又在适当的地方承认"亦此亦彼！"，并且使对立互为中介；辩证法是唯一的、最高度地适合于自然观的这一发展阶段的思维方法。"①从猿到人的过渡阶段正是这种阶段。

这个过渡阶段开始的标志是直立行走姿势的确立，这是从猿到人质变的开始，因而恩格斯说："……。**这就完成了从猿转变到人的具有决定意义的一步**"。②而直立姿势的形成是使用天然工具的劳动的结果。由于经常使用工具而产生了非纯粹的意识及其外壳的语言，萌发了自觉的能动性，能制造工具，社会形成，这是从猿到

① 《自然辩证法》，第190页。
② 《自然辩证法》，第149页。

人过渡阶段的完成，人类从此形成。

恩格斯在1876年写了《劳动在从猿到人转变过程中的作用》一文，提出了著名的劳动创造人类的理论。但是对于劳动的涵义，存在着不同的理解。

一种意见认为在人类的祖先学会制造工具以前，天然的木棒和石块尽管可以用来进行狩猎和获取食物，有生产效用，但不能算是工具，使用这些东西来进行活动也不能算是劳动，只有使用人工制造的工具（木棒和石块）来进行生产才算劳动。而人类制造工具，一定要通过一个“中介体”，也就是要用石头来打下石头或砍下木头，才算工具。

这种说法引用马克思列宁主义经典著作中的根据是，恩格斯说:“劳动是从制造工具开始的。”另一方面的论据是，现代的某些动物也会使用天然的木棒和石块。例如猴子有时能用石块去敲碎食物；海獭会利用石块来击破蚌壳或海胆壳；一种雀类�府能嘴衔仙人掌的刺，从树皮裂隙中掏出昆虫来；甚至某种昆虫，例如蚁狮，能用头推下沙土来捕捉食物。近年来有人在东非对野生的黑猩猩作了长期的观察，看到它们能小心谨慎地选择树枝，用来插入白蚁山，获取白蚁为食。如果树枝太长，它们会把它折断成合适的长度，如果有枝叉妨碍其插入蚁穴，它们就会把枝叉去掉，因而黑猩猩不仅能使用天然工具，而且具有一定的改变工具的能力。但任何动物都不能制造工具。

还有人认为，为了取得生活资料，不论动物和人类都必须作一定的劳动，但动物的劳动和人的劳动有根本的区别，人的劳动是从制造工具开始的。

我们认为，在会制造工具以前，使用天然木棒和石块来获取食物和防御敌人是一种动物的本能的劳动，是初级的劳动，用制造的工具进行生产是真正的劳动。这种过渡期间的生物也就是恩格斯所说的“正在形成中的人”。

马克思列宁主义经典著作中的根据是：恩格斯提出“劳动创

造人类"理论的著名论文的题目就叫《劳动在从猿到人转变过程中的作用》。这篇论文中的"劳动是从制造工具开始的"论断之前一句是："但是，这一切还不是真正的劳动"。因而认为从制造工具开始的劳动是指真正的劳动。马克思说："在这里，我们不谈最初的动物式的本能的劳动形式。……。对于这种状态来说，人类劳动尚未摆脱最初的本能形式的状态已经是太古时代的事了。"①从而认为马克思所说的"最初的动物式的本能的劳动形式"，不可能是指使用制造的石器工具的劳动，而是指使用未经加工的、天然的木棒和石块的劳动，这种劳动与动物的本能活动有着本质的区别。

马克思还说："……。一个蒙昧人（而人在他已不再是猿类以后就是蒙昧人）用石头击毙野兽，采集果实等等，就是进行'有益的'劳动"。② 马克思又说："一般说来，劳动过程只要稍有一点发展，就已经需要经过加工的劳动资料。"③ 从马克思的这些论述中，表明最早作为劳动资料的工具，是未经加工的木棒和石块，而后进到使用加工的劳动资料，即人工制造的工具。

至于人类的祖先最初的使用天然工具与某些动物的使用天然工具究竟有什么区别，根据近年来对动物使用天然工具的研究，得知动物中即使是与人类亲缘关系最近的黑猩猩，也只是有时使用工具而不是经常使用工具；而且使用工具也只是限于某种简单的或特殊的用处，如用树枝来掏白蚁为食。任何动物都不依赖使用工具作为生存的主要手段。而过渡阶段的生物不仅必须经常使用工具，用来作多种用途，使用方法更为复杂，而且只有依赖使用工具才能生存下来，也唯独人类能从使用工具进一步发展到能制造工具。马克思说："劳动资料的使用和创造，虽然就其萌芽状态来说已为某几种动物所固有，但是这毕竟是人类劳动过程独有

---

① 《资本论》第一卷，人民出版社1975年版，第202页。
② 《哥达纲领批判》，人民出版社1970年版，第8页。
③ 《资本论》第一卷，第204页。

的特征，所以富兰克林给人下的定义是《atool making animal》，制造工具的动物。”

根据这样的理解，因而我们认为扩大劳动的概念（包括工具的概念）是合适的。

还有关于人类各种重要特征发生的时间问题。

直立行走、制造工具、劳动、语言、意识、社会等都是人类的重要特征。六十年代以前，中国国内一般的理解是只要能制造工具，人类的各种重要特征便都具备了。如果还不能制造工具，就不是人，而是动物，自然不会有任何的人类特征。

六十年代以来，我提出人类的各种重要特征，虽然是互相密切有关的，但不都是同时突然产生的，它们都有各自的发生发展的过程。

南方古猿类化石的大量发现，使人们逐渐了解到它们虽然还不能制造工具，但肯定已能两足直立行走，从而可以确定直立行走姿势的出现，远在制造工具之前。

在制造工具之前，必然有一个使用天然工具的过程，是经常使用，而不是一般动物的偶尔或有时使用。在制造工具之前，也必然在头脑中初步形成了制造和使用这种工具的计划，也就是在制造工具之前，应当已有一定的初级的意识，而语言是意识的外壳，一般认为意识和语言是同时起源的，因此可以推论，“非纯粹”的意识和初级的语言是在制造工具之前产生的。现有的化石证据如南方古猿的颅内模显示已有初级语言的迹象，虽然还不是定论。

关于社会组织问题，过去在我国所有书刊中都把北京猿人以及整个猿人阶段的社会组织归属于“原始群”阶段。近年来有人提出人类社会也应有一个孕育形成的过程。有人对原始群这一概念的来源、马列主义经典著作中有关原始社会分期的论述进行了考证，指出原始群应为从猿到人的过渡阶段的一种原始群体。随着原始群的不断发展，到过渡时期的终了才出现人类第一个社会

组织形式——血缘家庭。

因而认为古猿下地，经过一定时间的努力以后，确立了直立行走的姿势，向人的方向发展，开始从猿到人的过渡，在长期使用天然工具的劳动过程中，产生了“非纯粹”的意识和初级的语言，随着形成中的人，社会也在形成之中，进一步便能制造工具，社会出现，正在形成中的人发展成为“完全形成的人”。

由于人们对经典著作有不同的理解，由于缺乏必要的实物证据来判断古人类开始制造工具前后的意识、语言、社会等特征的具体的发生、发展过程，因而关于从猿到人转变过程的各种意见，虽然经过长期的争论，仍然沒有得到解决。

（2）过渡阶段的化石类型　从猿到人的过渡阶段的代表，现在了解得还很少。一般认为腊玛古猿可能是其早期的代表；南方古猿中的原始类型可以作为其晚期的代表。腊玛古猿大约生活在距今一千四百万年至八百万年以前；已知的南方古猿化石可以早到距今四百万年以前。在八百万年到四百万年之间的化石，现在还沒有发现。

另外还有巨猿，也有人认为是这个过渡阶段的一种类型。早期巨猿的年代近一千万年前，晚期的从二、三百万年到一、二十万年前，其间也很少有化石发现。现在分别叙述于后。

（1）腊玛古猿（*Ramapithecus*）（图10.1）



图10.1　腊玛古猿的复原上、下颌骨

Ramapithecus 最早是1934年美国的刘易斯(G. Edward Lewis)定名的。Rama是印度史诗神话中的王子，是印度教中的神，是高度纯洁的象征。定名的根据是美国耶鲁大学发掘队在印、巴北部接壤处的西瓦立克山內格里组（Nagri formation）发现的一

个小灵长类的右上颌骨破片，带有三个牙齿。1934年刘易斯发表初步报告，定名为腊玛古猿短吻种(Ramapithecus brevirostris)，1937年他写博士论文时，把腊玛古猿这一新属放在人科中。但遭到许多人的反对，以后很多年，这个标本没有再引起人们的注意。

本世纪上半，人类学家的注意起初是围绕着爪哇猿人和北京猿人是人还是猿的争论，以后是围绕着南方古猿是人、是猿的争论，而没有提起腊玛古猿。直到五十年代后期，西蒙斯（E.L.Simons）重新进行了研究，从六十年代初起发表了一系列文章。他观察了几乎世界各地（除我国以外）所有的森林古猿和有关猿类的化石标本，他对森林古猿类作了新的分类，重新提出了腊玛古猿应属于人科的意见。1965年西蒙斯和皮尔比姆（Simons, & Pilbeam）修订了腊玛古猿的种名，扩大了这个属的成员，把形态上相似于腊玛古猿的其它一些标本归属于单一的腊玛古猿旁遮普种（*Ramapithecus punjabicus*）。这些年来，腊玛古猿或可能是腊玛古猿的化石不仅在印度和巴基斯坦有了新的发现，也在中国、土耳其、希腊、匈牙利和肯尼亚等国的许多地点发现过。

在中国的发现

1957年吴汝康报道在云南开远小龙潭煤矿晚中新世褐煤层中发现的五个牙齿（PA.75:1—5），1958年又报道同一地点发现的另外五个牙齿（PA.82:1—5），原订为开远森林古猿，后来Simons & Pilbeam（1965）认为前五个牙齿可归入腊玛古猿。

1978年，1979年徐庆华等报道在云南禄丰石灰壩早上新世褐煤层中发现的两个比较完整的下颌骨，一个定为禄丰腊玛古猿（*Ramapithecus lufengensis*）另一个定为云南西瓦古猿（*Sivapithecus yunnanensis*），并从形态上的不同，认为前者是人类的直系祖先，而后者是猩猩的直系祖先。

禄丰石灰壩的化石地点是1975年发现的，以后每年进行了发掘工作，1978年获得了一个西瓦古猿的头骨，1980年发现了一个腊玛古猿的头骨。

腊玛古猿的形态特征，简而言之，是：前齿较小，位置较垂直；颊齿宽大，齿尖低，釉质厚，下颌臼齿区在垂直方向较猿为浅，横向较猿为厚；两侧齿列向后张开；硬腭成拱形；面部短而较为垂直。这些性状与人科化石近似。

（2）巨猿（*Gigantopithecus*）（图10.2）

巨猿也是很引人注意的一个种类。巨猿是在1935年由荷兰人孔尼华定名的，他在香港的中药铺里购得了大量哺乳动物牙齿化石，其中有一颗巨大的高等灵长类下臼齿，他认为代表一个新属新种，定名为步氏巨猿。他推测这种巨猿化石产于我国华南，地层时代大概是更新世中期。1945年原籍西德，后入美国籍的魏敦瑞又根据孔尼华后来购得的另两颗牙齿（前后共三颗牙齿），认为巨猿具有明显的人的性质，因而主张把巨猿改称“巨人”，并提出了人类的巨人起源说，推论“巨人”可能是人类的祖先，然后体型逐渐变小，经爪哇猿人、北京猿人而发展到现代人。后来孔尼华又去南洋一带中药铺里搜集到五颗可能是属于巨猿的牙齿。1952年他根据先后得到的八颗牙齿发表论文，放弃他原来的看法，转而同意巨猿确是巨人，但认为它是人类进化系统上的一个特化的旁支，而非我们的直系祖先。世界各国的人类学家对巨猿是人还是猿，意见分歧。对巨猿生存的地质时代，分布地区和演变过程等也一无所知。巨猿从而成了研究人类起源的一个重要问题。

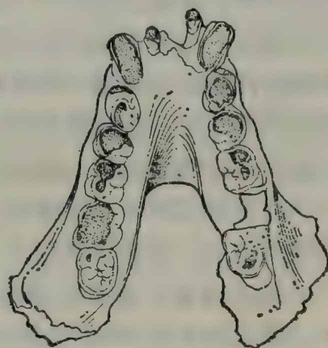


图10.2　巨猿下颌骨

1956年初，我国科学工作者在广西各地进行洞穴调查和发掘，在大新县榄圩区那屯村的午睡山黑洞中发现了三颗巨猿牙齿。同年秋，广西壮族自治区柳城县凤山区新社冲村的农民覃秀

怀在楞寨山的一个山洞里发现了一个巨猿下颌骨，有关的科学部门对这个山洞进行了长期的发掘，又发现了两个巨猿下颌骨和一千多颗单独的牙齿以及大量的哺乳动物化石。从而确定了柳城巨猿的地层时代为更新世早期。

吴汝康（1962年）对这些材料进行了研究，表明巨猿下颌和牙齿的多数特征介于人类和猿类之间，猿的两侧齿列是平行的，人的齿列是向后张开的，巨猿则既不互相平行，而向后分开的程度又远不及人类的大。人类齿列呈曲线形，沒有明显的转折，巨猿在犬齿处有显著的转折，但不如猿类的显著。猿类犬齿的前后都有间隙，不与其前后的牙齿接触，巨猿沒有前间隙，但有比较小的后间隙，人类则一般是沒有齿隙的。巨猿犬齿的形状、与其它牙齿的比例、磨耗情况以及两性差别也介于人、猿之间。下第一前臼齿既约成扇形（似猿）又有双尖及前后小凹（似人）。

巨猿的门齿小，臼齿齿尖呈方块型，咬合面脊纹少而较粗，有第六齿尖。这些特征都是与人类相似的。

1965 年在广西壮族自治区武鸣县的一个山洞中，又发现了十二颗巨猿牙齿。1968年和1970年，在湖北省建始县发现了二百五十多颗巨猿牙齿，1973年在广西壮族自治区巴马县又找到一颗巨猿牙齿，增加了几个新的化石地点，扩大了巨猿的分布范围。据研究，建始巨猿的时代比柳城的要晚，而武鸣、巴马的巨猿则更晚一些，可能是更新世中期。巨猿牙齿随着时代的推移而逐渐增大。

国外发现的巨猿材料有1967年在印度发现的一个下颌骨，地层时代是上新世中期，比柳城的更早，大约有近千万年。

根据这些新的巨猿材料，使我们对巨猿有了较深入的了解。由于迄今所发现的巨猿材料仅限于下颌骨和牙齿，沒有发现头骨、体骨和肢骨，它的分类位置至今仍有争论。有人认为它是人科系统上早期分出的一个旁支，有人则说它是猿类的一种特殊类型。目前还难于作出定论。可以肯定的是，巨猿是一个灭绝的旁

支，因而不可能是人类或猿类的直系祖先，魏敦瑞的人类的巨人起源说是沒有根据的。现有的一切人类化石材料表明，人类的身材在进化过程中是逐渐增大而不是减小。现在已知道，巨猿生存的时期从第三纪上新世经更新世早期到更新世中期，分布的地区从亚洲南部的印巴次大陆到我国南方的广西和湖北一带。巨猿的身材也随着时间的推移而逐渐增大以至最后绝灭。这些研究有助于我们对人类起源问题的理解。

（3）南方古猿（*Australopithecus*）

1924年在非洲南部阿扎尼亚的贝专纳兰的汤恩（Taung）地方的采石场的工人，爆破出来一个小的化石头骨，被送到达特（Raymond A Dart）那里。达特当时是南非约翰内斯堡（Johannesbury）的 Witwatersrand 大学医学院的年轻解剖学教授。采石场工人送给达特的那个头骨化石，保存的部份有面骨的大部分，完整的颅内模，颌骨上保存着全套的乳齿和正在萌出的第一恒臼齿，是幼年个体的，大约相当于现代六岁的小孩。1925年他发表研究报告，说这个幼年个体的脑子大小象一个大的成年的大猩猩，大约为500毫升，由此估计在成长时也不过600毫升左右；但其头部已能平衡地维持在脊柱上方而不向前倾；硬腭的形状象人而不象猿；牙齿虽然巨大，但犬齿并不超出齿列的水平。他的结论是这个南非化石既具有某些猿的性状，又具有某些人的性状，是似猿的和似人的性状的奇特的混合体。他认为这是已发现的与人的系统最相近的一种灭绝的猿，但毕竟是猿。由于它发现于非洲的最南部，因而命名为南方古猿非洲种或非洲南方古猿（*Australopithecus africanus*）。文章发表后，受到英国解剖学界和人类学界许多权威学者的嘲笑，其中有些是他以前的老师，认为这个南非化石不过是另一个猿类化石。随后的十多年中，由于我国周口店北京猿人化石的发现而被掩盖了，很少有人再提起这个头骨。

1936 年在南非 Transvaal 地区的约翰内斯堡以北几英里的斯

特克方丹（Sterkfontein）采石场又爆破出来一批化石，送到了布鲁姆（Robert Broom）手里，他立即认出它与南方古猿相似，但认为其差别足以建立一个新属新种，于是定名为弥人（*Pleisianthropus transvaalensis*），并提出把南方古猿类提升为南方古猿亚科（Australopithecinae）。但以后一般认为它只是南方古

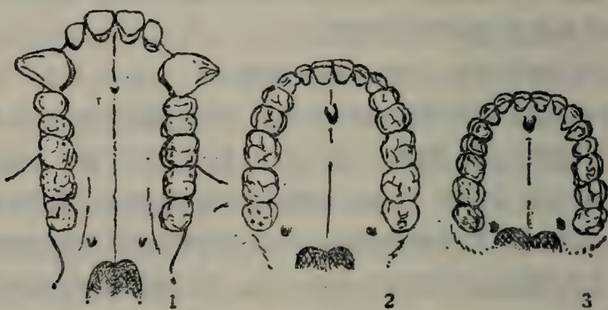


图10.3 上颌和上齿列的比较
1.雄性大猩猩； 2.南方古猿； 3.现代人

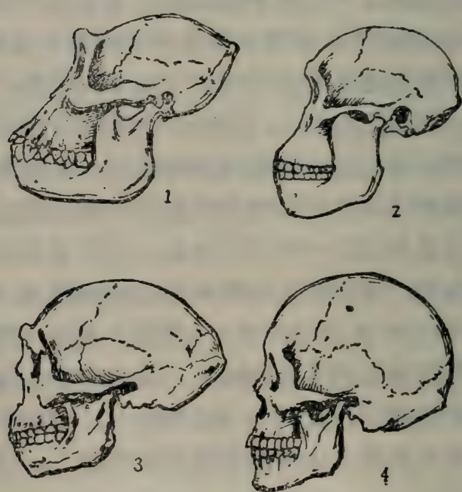


图10.4 头骨的比较
1.雌性大猩猩； 2.南方古猿； 3.猿人； 4.现代人

猿属的一种，只是时代较早而已。

以后在克罗姆德莱（Kromdraai）、马卡潘斯盖（Makapansgat）和斯瓦特克朗（Swartkrans）也都发现了南方古猿类的化石（图10.3、4、5）。

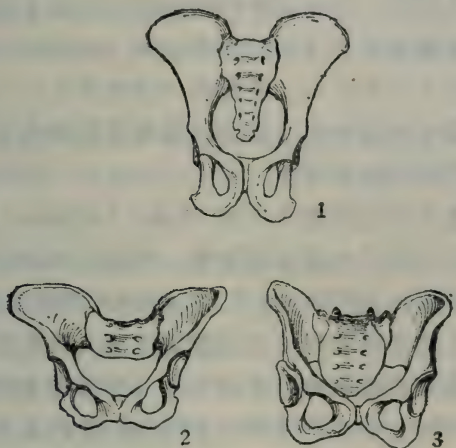


图10.5　骨盆的比较

1.黑猩猩；　2.南方古猿；　3.现代人

到目前为止，在南非的五个地点总共发现七十多个南方古猿的化石，标本达到几百号。他们把已发现的南方古猿化石定了四个属名，六个种名。随着科学的发展，这些新属新种名称大多被废弃了，现在比较一致的意见是将所有的南非的南方古猿化石归为一个属两个种，即南方古猿非洲种和粗壮种（*A. robustus*），或称纤细型和粗壮型。两者都是人科成员，他们都能直立行走和有着与猿类不同的生活方式。粗壮型最后绝灭了，而纤细型则经过一系列演化过程，发展成现代人。

南非出产纤细型的各个地点的年代都早于粗壮型的地点，虽然它们的绝对年代不能正确测定。

随后，非洲找寻人类化石的活动，转移到东非。

在将近三十年的时间里，路易斯·利基(Louis S.B. Leakey)及其妻玛丽（Mary）在东非各地寻找人类化石。早在1931年，利基就在坦桑尼亚的奥杜韦峡谷发现了粗制的石器。1959年7月17日玛丽·利基在峡谷的层位I（地质时代为更新世早期）发现了一个粗壮南方古猿的近乎完整的头骨（缺少下頜骨）和一根小腿骨（胫骨）的大部分，这个头骨特别粗壮，牙床上带有硕大的臼齿，被命名为鲍氏东非人（*Zinjanthropus boisei*），后来被认为不过是粗壮型南方古猿之一。通常叫"核桃钳人"（"nut-cracker man"），因为它的頜骨极为粗壮，像压碎核桃的钳子那样。用钾-氩法测定其年代为180万年。

从1968年起在肯尼亚的特卡纳湖（Lake Turkana，原名Lake Rudolf）以东地区开始了大规模的发掘。利基夫妇的一个儿子理查德·利基（小利基）（Richard E. Leakey）及其工作组在古湖相沉积中获得了保存得很好的、完整的许多人科化石，其中有的与在坦桑尼亚奥杜韦发现的"东非人"（后改称鲍氏南方古猿，*Australopithecus boisei*）相象，特别重要的是其中有十二个粗壮南方古猿的标本，如1969年在伊利雷特（Ileret）发现的ER-406号头骨是明显的粗壮型南方古猿。它提供了早期人科成员两性分异的知识，并最后证明了纤细型和粗壮型南方古猿确实是不同的类型，而不是两性的差别。

另外，近些年来在埃塞俄比亚的奥莫河谷以及埃塞俄比亚阿法地区的哈达地点，也发现了大量人科化石，包括南方古猿类的化石。

总的来说，南方古猿具有以下的一些特征。

先从牙齿说起：一切猿类，现生的或灭绝的，都有巨大的犬齿，并高出其它牙齿，因而当口闭合时，上下犬齿互相交错，上犬齿位于下犬齿之后。在上頜的犬齿和门齿之间，和在下頜的犬齿和第一前臼齿之间，都有齿隙来容纳上下对方的犬齿。

南方古猿的犬齿小，形状也与人的相似，不高出其它牙齿，

因而上、下颌都没有齿隙。

猿类的门齿远比人的粗大。而南方古猿的门齿甚至比现代人的还小。

人的前臼齿是双尖型，而猿类的下第一前臼齿呈扇形。这是区别人和猿的一个重要的牙齿。南方古猿的下第一前臼齿具有两个齿尖，明显是人的类型。

牙面磨耗的情形，人也与猿不同。南方古猿牙面磨耗的情形与人相似。

人的整个齿弓的形状呈抛物线形，两侧向后向外张开；在猿则呈倒的U字形，两侧大约平行。南方古猿的齿弓形状与人的相似。

南方古猿的头骨圆隆，颅顶远比猿类为高，头骨后部的枕外隆起和颅底的枕骨大孔的位置，也和现代人相似。

南方古猿枕骨大孔的位置与现代人的很接近，直接朝向下方，表示颈部是垂直的。然而其头部不象现代人那样自然地平衡在颈上，还需要有相对地较强的颈肌的牵拉，这可从头骨枕部有较大的杠杆力臂和较大的颈后肌附着区看得出来。这种结构表明南方古猿有着象人的两足直立行走的姿势。

南方古猿的髋骨基本上与人的相似。但髂骨板在前方向两侧展开的程度大于现代人，这差别虽不大，但却有着重要意义。因为它可能与南方古猿的步态有关，表示它们脊柱向后弯曲的程度比现代人为小，还不能象现代人那样地迈步行走，而只能快速奔跑。

大腿骨（股骨）和小腿骨的遗骸不完全，但可看出南方古猿已具有近似现代人的直立行走姿势的特征。股骨从臀部向下，斜向内侧，而小腿的胫骨是垂直位置。足骨基本上是人的结构，与猿的似手的足明显不同。但南方古猿的脚似比现代人的为原始，如其大趾不如现代人的显著，第二趾、特别是中趾很发达，可能行走时承担的重量远比现代人为大，而现代人则大趾是主要的。

南方古猿的手骨发现较少。拇指明显象现代人的，可以与其它四指对握，拇指与食指之间有精确的握力，而猿类却沒有这种能力。猿类的拇指已减缩，其它四指则大大伸长，因此臂行时能迅速悬挂在树枝上。

现在人类学界已一致把南方古猿放在人的进化系统上。从南方古猿类中某一支再向前发展，就出现能制造工具的眞人。

三、人类的发展

1. 人类的种属和发展阶段的划分

近十多年来，在世界各地，特别是亚、非两洲，发现了大量的人类和猿类化石以及旧石器文化。这些材料研究的结果，对人类种属的分类作出了较大的变动，也产生了关于人类发展阶段的划分问题，特别是相应的中文名称问题。

过去，一般把人类发展的过程分为三个阶段，即猿人阶段、古人阶段和新人阶段。比猿人更原始的南方古猿，从1924年开始发现迄今的半个多世纪內，经过激烈的争论，现在一般都认为它在生物学分类上是属于人的系统，而且其中的一些进步类型已能制造工具，因而在猿人阶段以前又增加了一个更加原始的人类发展阶段。

猿人化石最早是1890年到1892年在印度尼西亚爪哇发现的下頜骨、头盖骨和大腿骨。头盖骨很原始，脑量很小，有许多象猿的性质；而大腿骨则明显是现代人类型，表明它已能两足直立行走，于是发现者把它定名为“直立猿人”或“猿人直立种”（*Pithecanthropus erectus*）。从而引起了这种类型究竟是人还是猿的长期争论。从本世纪二十年代开始，在我国北京周口店陆续发现了不少猿人化石，特别是在1929年底发现了猿人的第一个完整的头盖骨。当时的研究者定名为 *Sinanthropus pekinensis*。按照这个拉丁文学名的字义直译是“北京的中国人”或“中国人

北京种”，这种译名显然是不合适的。因而后来根据当时已有爪哇的“直立猿人”的名称，把周口店的猿人名称改译成“北京的中国猿人”或“中国猿人北京种”，俗称“北京人”。以后在非洲和欧洲都有猿人化石发现。而形态上基本相似。根据动物分类的标准，既沒有属一级的差别，也说不上是不同的物种，因而近十多年来国际人类学界已基本上一致把现今在世界各地发现的各种猿类化石都归入一个属一个种，而只有亚种的差别。猿人与其前的南方古猿是属的差别，与其后的古人、新人则是种的差别。那末，猿人采用什么种名和属名呢？目前通用的1958年7月在英国伦敦举行的第十五届国际动物学会议通过的国际动物命名法规的“第23条优先律”规定：“一个分类单元的有效名称是最早给它的可用名称”。猿人类型的化石最早采用的种名是*erectus*，最早采用的属名是*Homo*，因而猿人的学名应是“*Homo erectus*”，按拉丁文字义直译是“人属直立种”或“直立人”。但事实上，不仅猿人是直立行走的，猿人以前的南方古猿也是直立行走的，猿人以后的古人和新人自然更不用说了。按照这个新的学名，北京猿人的学名应为*Homo erectus pekinensis*，直译成中文是“北京的直立人”或直立人北京亚种”；最早发现的爪哇“直立猿人”的学名应为 *Homo erectus erectus*，直译成中文是“直立的直立人”或“直立人直立亚种”。这类中文名称显然是不合适的。

对古人过去用的分类名称是*Homo neanderthalensis*，意思是“人属尼安德特种”，简称“尼人”，新人的分类名称是 *Homo sapiens*，意思是“智慧的人”，简称“智人”。但是根据近十多年来古人类学研究的进展，一般认为古人和新人沒有种的差别，而只是亚种的差别。根据上述的命名法规，古人的学名应为 *Homo sapiens neanderthalensis*，按字义直译是“尼安德特智人”或“智人尼安德特亚种”；新人的学名应为*Homo sapiens sapiens*，按字义直译是“智慧的智人”或“智人智人亚种”。这种中文名称显然是太别扭了。

由于上述的种属分类名称的变动，自然涉及人类发展阶段的划分和名称问题。

南方古猿类中的一些种类，既然已能制造工具，就应当是眞正的人（眞人）了，因而再叫它猿，显然是不合适了。但是把整个南方古猿类都改叫做“人”，归入眞人的范畴，至少在目前来说，也是根据不足的。

猿人的学名是“直立人”，这个阶段的名称在人类学界有人用“直立人”阶段，有人仍用猿人阶段。

古人和新人在分类上同属于智人种，有人称古人为早期智人，新人为晚期智人。但在发展阶段上是作为一个阶段还是两个阶段，也是一个新的问题。

从生物学分类上来说，也就是从人的体质形态上来说，南方古猿与猿人是属一级的差别，猿人与古人是种一级的差别，古人与新人是亚种一级的差别，愈往后差别愈小。

从物质文化上来说，猿人、古人和新人阶段大致相应于旧石器时代早期、中期和晚期。而变化的速度与体质形态恰恰相反，早期与中期的差别远小于中期与晚期的差别，也就是愈往后差别愈大。

古人与新人在生物学分类上虽然只有较小的，也就是亚种的差别，但在物质文化上则有明显的差别。考虑到物质文化在人类发展阶段划分上的重要性，古人与新人作为不同阶段的分法，还是合适的。

根据以上的认识，我提出下一节中的人类发展阶段的划分和名称。

2. 人类发展的阶段

人类发展的历史，根据目前的资料和我们的理解，可以分为四个阶段。

（1） 早期猿人阶段：包括更新世早期前一段时间内已能

制造工具的各种类型。这一阶段的人类已具有人的基本特点，就是已经能够制造简单的砾石工具，脑量较大，但还带有许多原始的性质。他们大约生存于距今三百多万年到二百或一百五十万年前。

（2） 晚期猿人（或猿人）阶段：包括更新世早期后一段时间内和更新世中期原先叫做猿人的一切类型，如在我国发现的北京猿人等。这一阶段的人类的脑量继续增大，已能近似现代人那样地完全两足直立行走。在文化上，他们已能制造较进步的旧石器，并已开始用火。他们大约生存于距今二百或一百五十万年到二、三十万年前。

（3） 早期智人（或古人）阶段：包括更新世中期后一段时间内和更新世晚期前一段时间内的人类。如在我国发现的马壩人，欧洲各地发现的尼安德特类型的人类（简称尼人）等。

这一阶段的人类已具有与现代人更接近的特征，但仍带有相当多的原始性质。他们大约生存于距今一、二十万年到五万年前。在文化上，他们已能制作几种式样不同的标准化的石器。同时不但能使用天然火，而且已能人工取火了。

（4） 晚期智人（或新人）阶段：包括更新世晚期后一段时间直到现在的人类，如在我国发现的柳江人和欧洲发现的克罗马农人等。这一阶段的人类化石除具有某些原始性质外，已基本上和现代人相似。他们大约从五万年前开始。逐渐发展成为现代全世界的各色人种。在文化上，他们已有雕刻和绘画的艺术，出现了装饰品。

晚期智人通常也叫做现代人。但现代人的概念，局限于新石器时代以后的人类，也就是公元前一万年至今的人类，比较合适。

这样的分法和名称，既吸收了人类分类研究的新成果，又避免了直译分类名称的困难。象“直立的直立人”、“尼安德特智人”、“智慧的智人”之类的名称，显然是不合适的，不易为人

们所理解。我们同时保留了沿用已久的猿人、古人和新人的名称，避免造成群众对于人类发展过程基本概念的混乱。

至于现今有关文章中一般讲的猿人，是指晚期猿人，正象一般讲的智人是指晚期智人一样。

这里，还需要特别说明一点，就是人类发展的各个阶段之间的关系，并不是象台阶那样，互相的界限是截然分明的，而是在时间上有一定的重叠，但总的顺序是连续的。

四、猿　人　阶　段

1. 早期猿人

早期猿人包括东非坦桑尼亚的“能人”和肯尼亚的“1470号人”以及更新世早期前一段时间内甚至上新世已能制造工具的人类。

（一）

“能人”化石是路易斯·利基及其妻玛丽在东非坦桑尼亚西北部的奥杜韦峡谷与上述的“东非人”同时发现的（图10.6）。

1960年在发现“东非人”头骨地点的附近，层位Ⅰ最上界以下六公尺多的地层里，发现了大约是十到十一岁小孩的部分头盖骨（顶骨）、下颌骨、小孩和成人的手骨以及一根成年人的锁骨和近乎完整的足骨。1963年在层位Ⅱ的中部也发现一个头骨（包括部分额骨、顶骨、颞骨和大部枕骨）和附连有大部分牙齿的下颌骨。这些化石在1964年被定名为“能人”（*Homo habilis*），意思是有技能的人，从脑量的计算和对牙齿的观察，表示“能人”是另一种比“东非人”更为进步的人，其脑子要大得多，其头骨的形状更为进步，其牙齿比极度粗壮的“东非人”为小。路·利基相信那些石器是“能人”制造的，破骨片是“能人”打碎的。这些发现是两种类型的人科成员同时生活于同一广大地区

的最早的证据。

头骨壁薄，眉脊不明显，平均脑量为637毫升。颊齿，特别是前臼齿，比南方古猿非洲种为窄。下肢骨明显表示“能人”已能两足直立行走，虽然远不如现代人为完善。手骨表明其拇指和其它四指的对握，还不很精确。



图10.6 坦桑尼亚奥杜韦峡谷发现的“能人”头骨

同时发现有不少石器，典型的石器是用砾石打制成的砍砸器，这种石器文化叫做奥杜韦文化。石器的原料是从附近搬运来的熔岩和石英块。还有排列成一圈的石块，大概是人工排成的房基，由此推测“能人”已能建立简单的防风所。

生活层中有被宰杀的动物遗骸，表明他们已是猎人，可能已能在一个广泛的地区内进行活动。

出产“能人”化石的地层年代测定为距今180万年。

总的来说，“能人”的头部以下的骨骼，在尺寸和机能上，都与南方古猿非洲种非常相似，但齿列与后者稍有不同，脑量较大。南方古猿非洲种的平均脑量为442毫升，“能人”的脑量已达680毫升，增大了1/3。从肢骨来估计，“能人”的身高约为1.2—1.3米，与南方古猿非洲种的身材相似，但两者都比南方古猿鲍氏种（“东非人”）为小。

在埃塞俄比亚的奥莫河谷发现的大量人科化石中，有些也被鉴定为“能人”。

但也有人认为“能人”的形态不能作为一个独立的种属，而主张归入南方古猿非洲种。

（二）

1972年，理查德·利基在东非肯尼亚特卡纳湖东岸发现了一

个编为1470号人的头骨，既有原始性状，又有进步性状（图10 7）。沒有象猿人那样明显突出的眉脊，脑量估计在700毫升以上。肢骨基本上和现代人相似，表明已能两足直立行走。他认为这个大脑袋的头骨也是属于“能人”一类的，其年代测定为距今200万年前。



图10.7　肯尼亚特卡纳湖东岸发现的1470号人的头骨

另外在特卡纳湖东的几个地点，发现有300多块粗制的砾石石器。年代至少距今大约180万年前，可能是这种人制造的。

与1470号人的头骨同时发现的有大量动物化石和南方古猿粗壮种的化石，表明这种人已能在特卡纳湖岸进行狩猎和吃一定份量的肉食。他们与粗壮南方古猿长时间共存于同一环境中。

（三）

1973年10月，美国俄亥俄州克利夫兰自然博物馆的约翰逊（D.C.Johanson）在埃塞俄比亚阿法（Afar）地区干燥沟壑中的哈达（Hadar）地点，发现了形成一个膝关节的股骨下端和胫骨上端的两段骨头，它们比已知的所有的人类骨骼都要小，但其形状和互相关节的方式，表明它们是人科的骨骼。他们研究的结论说这是人类祖先的膝部骨骼，表明已能象我们那样地直立行走，而与猿的膝部明显不同。特别是这些骨骼的年代，从地质方面的资料，表明接近350万年，这是人类两足直立行走年代最早的证据。

许多人类学家都相信两足直立行走这种特殊的行动方式是人类进化中的一个关键性的发展。双手从支持作用中解放出来，可用来制造和使用工具、搬运食物和携带小孩，直立的身躯也使我们的祖先可从空旷的疏林干草原或平原的高草上方看到食物或注

视掠夺兽，有利于获取食物和防备敌害。

同一时期，玛·利基小组在坦桑尼亚的莱托里（Laetoli）也有了新的发现。1974年发现了属于12个个体的牙齿和颌骨，其年代测定为350—375万年前，初步认为与哈达的发现，都归属于人属。1976年在这一地点的大约400万年前沉积下来的火山灰中，他们发现了许多被认为是人科成员的足印。另外还有羚羊、象、长颈鹿、犀牛、剑齿虎和鸟类的脚印。

约翰逊等在比较研究了哈达和莱托里的化石后，认为两个地点的标本非常相似，都能完全两足直立行走，但有小的脑子和大的犬齿，应同属于一类。虽与南方古猿非洲种相似，但更为原始得多，必须归入一个新种叫南方古猿阿法种（*A. afarensis*）。约翰逊等认为南方古猿阿法种既是南方古猿非洲种的祖先，又是"能人"的祖先。一方面从阿法种经过南方古猿非洲种变成粗壮种和鲍氏种，另一方面发展成"能人"。

2. 晚期猿人（或猿人）

属于这一阶段的类型在亚洲有我国的元谋猿人、蓝田猿人和北京猿人等，有印度尼西亚的莫佐克托猿人和直立猿人；在非洲有坦桑尼亚的利基猿人和阿尔及利亚和摩洛哥的毛里坦猿人；在欧洲有德国的海得堡猿人，在匈牙利和捷克斯洛伐克最近也发现了猿人化石。现今一般讲的猿人，就是指晚期猿人。而我国北京周口店的北京猿人遗址，是世界上至今已发现的材料最丰富的猿人遗址。对这一阶段人类的体质形态、物质文化、生产活动、生活环境和社会形态等的了解，主要来自对周口店材料的研究。下面着重介绍有关北京猿人的知识。

（一）

北京猿人

五十一年前，周口店因为发现了北京猿人的第一个保存完整

的头盖骨化石而闻名于世界。

周口店是在北京城西南48公里的西山脚下的一个小镇，是一个烧石灰业的中心，那里的奥陶纪石灰岩地层内，有着许多洞穴和裂隙。北京猿人的化石就是在镇旁龙骨山的一个山洞的堆积中发现的。这个山洞东西长140米，东部最宽处达40米，西部最窄处仅2.5米。洞内填充的堆积物，上下达40多米。原先的洞顶早已坍塌，只在东半部还保留一些残迹。

从1927年起，在这个洞进行大规模的发掘，在1927年的发掘中发现了一颗保存极好的北京猿人的下臼齿，1929年发现了保存完整的第一个头盖骨。自此以后，直到1937年抗日战争爆发时为止，在这十一年中曾掘得大量北京猿人的骨骼化石，计有比较完整的头盖骨五个，头骨碎片九块，面骨碎片六块，下颌骨十一个，牙齿147颗，股骨骨干七段，肱骨骨干二段，左锁骨的内侧半段以及大部保存完好的右月骨一块。可是这些全人类的宝贵的文化遗产，在抗日战争期间，全部在当时协和医学院的美国负责人手里弄得下落不明了。

1949年中华人民共和国成立后，中断了十二年之久的周口店发掘工作，立即得到了恢复。1949年和1951年曾进行过两次发掘，除发现了大批的动物化石和石器外，还发现了北京猿人的五颗牙齿和二段肢骨（上臂骨和小腿的胫骨各一段），而胫骨化石是在周口店首次发现的新材料。在1959年7月初，又发现了北京猿人的一个相当完整的下颌骨。1966年，又发现了一个猿人头盖骨（图10.8）。这是我国现有的唯一的北京猿人头盖骨化石标本，因此具有特殊的意义。

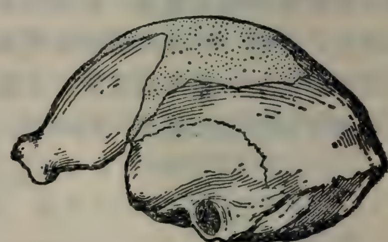


图10.8 1966年发现的北京猿人头盖骨

北京猿人的体质具

有下列的主要特点。

北京猿人头骨的主要特点是头骨的最宽处在左右耳孔稍上处，更向上则逐渐变小，而现代人的头骨最宽处则在较高的位置。北京猿人头骨的高度远比现代人为小。额向后倾斜。平均脑量为1088毫升，而现代人平均为1,400毫升。左右两眉脊非常粗壮而向前突出，且左右互相连续，在眶上方形成屋檐状。颅顶正中有明显的矢状脊，后部有很发达的枕外隆起，不仅横贯整个枕骨，并且延向外前方以到乳突部。矢状脊和枕外隆起都是北京猿人头盖骨增强结构的部分。北京猿人头骨的厚度比现代人几乎大一倍（图10.9）。

北京猿人的牙齿比现代人的硕大和粗壮。

北京猿人的面部相对地较短而明显前突，鼻骨甚宽，颧骨极高，向前突出。

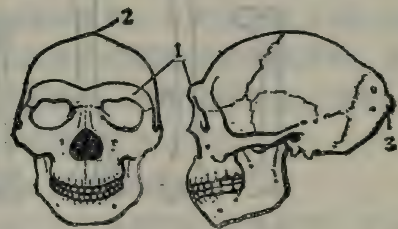


图10.9 北京猿人的头骨
1.眉脊；2.矢状脊；3.枕外隆起

北京猿人的牙齿和头骨具有明显的两种类型：硕大的牙齿、粗壮的上下颌骨和极厚的头骨可能属于男性；小的牙齿、细致的上下颌骨和较薄的头骨可能属于女性（图10.10）。在现代的猿中，雌雄两性的头骨和牙齿的大小也有显著的差别。在现代人中，男女两性这方面的差别便不明显了。

北京猿人的肢骨，到目前为止所发现的材料，如前所述，还是很少的。但是就从这些稀少材料的研究上，已能使我们对于北京猿人肢骨的一般性质获得一个明确的概念。

北京猿人的下肢骨（根据大腿的股骨和小腿的胫骨）已基本上具有现代人的形式。北京猿人的股骨在大小、形状、比例和肌肉附着点上都与现代人的股骨相似，但又具有若干原始的性质，

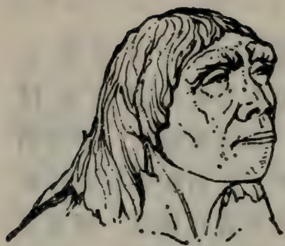


图10.10 北京猿人女性复原头像

如股骨干上半的内侧缘显著隆起（在黑猩猩中也有类似的情形），股骨干最向前弯的部分在骨干中部以下周径最小之处；股骨上的肌线如转子间线和耻骨肌线都不存在，这是类似现代大猿的性质（图10.11）。

北京猿人股骨干在前后方向的

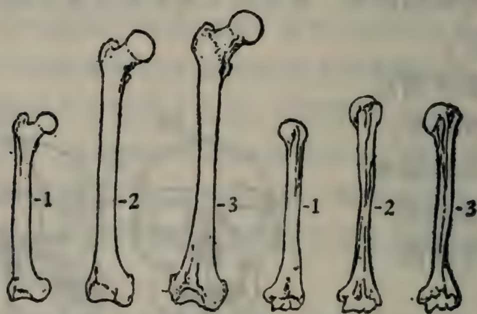


图10.11 股骨（一）和肱骨（二）的比较
1.黑猩猩；2.北京人；3.现代人

平扁以及胫骨前缘和横断面的较为圆钝，都是与猿较为相近的性质。

北京猿人的股骨和胫骨最特殊的性质是它的内部结构，髓腔极小，而管壁极厚。股骨的髓腔约占骨干最小直径的1/3，而现代人则约占1/2。海绵骨质也远比现代人为致密。胫骨的髓腔则更小。

北京猿人的上肢骨已发现的计有上臂的肱骨、肩部的锁骨和腕部的月骨，也都具有现代人的形式。唯一保留的原始性质是肱骨的髓腔较窄和管壁较厚。

根据以上事实，我们可以了解到北京猿人体质的一般情形

了。因为北京猿人股骨的主要性质与现代人相同，有股骨脊（股骨后面突出的脊）的存在，表明已有拉直躯干的发达的肌肉，以及肱骨短于股骨的事实，由此可以确定北京猿人已能采取直立行走的姿势。由股骨的长度来计算，北京猿人男性的身长约为156—157厘米，但从整个人类进化过程中身高的变化来看，这个数值明显偏低，以后需要根据新发现的肢骨材料来加以修订。

根据颅骨材料，可以复原北京猿人的相貌。一个人的面相，骨骼部分起着决定性的作用，面部的轮廓主要是骨骼形态的表现，虽然软组织也起着一定的作用。面部各特定部位软组织的厚度大体有着一定的关系，根据现代各人种所测得的面部厚度数值，结合拟复原的特定的颅骨的时代、类型、年龄和性别等加以适当的调整，可以得出比较合适的数值，在复原远古人类，如猿人的面相时，还要参考现代大的猿类的面部软组织的厚度。曾有人对现代人的复原作过多次对照试验，表明这样做的结果有一定的可靠性，也就是可以辨认得出这是什么人来。

眼、鼻、口、耳等的复原，则比较困难。

眼裂的位置，开口的大小，可以从眼眶的形状得到一定的根据。鼻的形状，可以从鼻骨的形状、鼻棘的方向和鼻梨状孔的形态得到一定的根据。口裂的大小和唇的厚薄，可以从牙齿的位置和上下颌的形态得到一定的根据。至于耳朵的形状和头发的曲直和颜色，自然不能从颅骨上反映出来，但也可以从形态特征的进化上来作出一些推测，例如在进化过程中，头发是由直而变曲的，耳垂是由不明显而逐渐明显的等等。

至于晚期人类的发式和服装等等，那就只能参考有关的历史资料来确定。

概括地说，猿人有着象人的身体，却配着一个象猿的脑袋。因而发生了这种类型究竟是人还是猿的争论，直到北京猿人遗址的大量材料、特别是猿人洞里大量石器发现之后，才确定了猿人在人类进化系统上的位置，为唯物主义的人类起源理论提供了重要根

据。

根据对周口店的地质、地貌、猿人洞中的堆积和发现的动植物化石的研究，可以大概复原北京猿人生活时期的自然环境。当时的气候和今天的华北地区相似，是温带气候。地形也和现在的没有很大的差别。西北是起伏的山丘，山上生长着茂密的森林，硕猕猴、剑齿虎、虎、豹、熊、豺、狼、纳玛象、野猪、斑鹿等出没林中。山洞里居住着洞熊、鬣狗和獾等。东南是一片广阔的草原（也就是现在的华北平原），成群的野马、羚羊和肿骨鹿等在奔驰着。河湖沼泽则是水牛、水獭和大河狸等的活动场所。当时的动物有许多种现在已经绝灭了。

自然环境既为猿人提供食物和居住的地方，也威胁着猿人的生命。

巨大而凶猛的食肉兽象剑齿虎、虎、豹等是北京猿人难以匹敌的。不过它们形体巨大，很远就能被猿人发现。北京猿人除在森林边缘可能遭到伏击外，一般可以及早避开。这些猛兽之中，有的也可能对他们是有益的。例如硕大的剑齿虎，用它厉害的爪子和锐利的剑形犬齿，能刺戳、杀害犀牛和大象等，可是它的牙齿只能吃软的“红肌肉”和内脏，剩下大量较结实的“白肌肉”和骨骼，猿人定会加以利用，猿人洞里的犀牛和大象的骨骼，可能就是在这种情况下被带入洞内的。

奔跑迅速的中等食肉兽，有些可能是北京猿人的重要敌手。首先是穴居的鬣狗，它们的牙齿表明它们是高度肉食性和掠夺性的。过去，认为鬣狗主要是吃动物尸体的，近年来在非洲对鬣狗的食性进行广泛观察的结果表明，它们食物的2/3是猎取来的，只有1/3是尸食。其猎物主要为角马（一种似公牛的羚羊）和斑马。鬣狗10—60只一群，为了共同猎取较大的猎物，有时几群可汇合或暂时联合起来，食物少时又成小群分开。在非洲，它们的凶猛程度仅次于狮子，有时许多鬣狗还集合起来，抢夺狮子的猎物。它们狩猎不象虎、豹那样蹑行或埋伏，而是猛烈追赶猎物，以每

小时大约50公里的速度追赶2—5公里，或者追着猎物，或者罢休。它们主要活动在平原和林地的边缘。北京猿人与它们经常相遇，可能是他们的劲敌。在猿人洞堆积的中、下部有着成层的鬣狗骨骼和它们的粪便化石。由于它们坚强的牙齿和頜骨容易嚼碎骨头，因而它们的粪里含有大量骨质，易于保留下来，形成化石。这些化石表明猿人洞在漫长的岁月中，曾不止一次为鬣狗所占有。因而可以设想，北京猿人曾与鬣狗进行过多次洞穴的争夺战。猿人洞里还发现过洞熊的骨骼，洞熊也是猿人的强有力的竞争者。

成群的豺、狼是高度掠夺性的动物，必然会是北京猿人经常遇到的一种危险敌害。

棕熊、黑熊、野猪等对北京猿人有时也会是致命的劲敌。

在猿人洞里还发现了大批被打碎或烧过的鹿类的骨骼，表明鹿类（斑鹿和肿骨鹿）是猿人狩猎的主要对象。可是猿人用木棒和石块这样简单的工具，又是怎样来猎获它们的呢？这是一个有趣而长期沒有得到解答的问题。

近年来，关于现代狩猎-采集经济部落的民族学资料的搜集和研究，对于了解原始人类怎样进行狩猎有着重要的参考意义。

美洲墨西哥西北部的塔拉休马拉印第安人狩猎鹿或马是用持续追赶的方法。先是一个或几个男人漫步跟踪鹿群，开始时罕有见到鹿群的，而是技巧地辨认鹿群活动的最细微的印记，然后持续追赶，使鹿群不停地奔跑，一般追赶到第二天时，鹿群中有的便精疲力尽地倒下了，于是，猎者就用刀或石片宰杀猎物。他们也用持续追赶法狩猎野马。

这种狩猎法在非洲和大洋洲的一些部落中也同样使用，从而引起了人们的重视，认为猿人可能就是用这种持续追赶法来狩猎大型哺乳动物的。

北京猿人是怎样和自然界斗争而求得生存的呢？

北京猿人已经能够制造几种类型的石器。在猿人洞的堆积中

发现了几万件石制的工具。石器的原料有的是砂岩和石英，有的是更坚硬的燧石和水晶。这些岩石或矿物都不是洞里原有的或是从洞壁上掉下来的。砂岩、石英和燧石来自洞外附近的河滩，经水长期冲磨而成的河光石（也叫鹅卵石)。水晶是离洞两公里以外的花岗岩山坡上的。这些岩石或矿物不会是由于风吹或水冲等自然力的作用进入猿人洞，也不会是动物搬进洞来的，因而，只可能是猿人带进来的。这些石块与天然破碎的石块有着明显不同的特点。仔细看看，石块上大多有着轮廓明显的打击痕迹，而且相当多的石片的边缘还是经过加工修饰的，因而可以肯定是猿人制造的石器（图10.12）。

北京猿人已经能用几种方法制造石器，用一块石头去敲击或垂直砸击另一块石头，或者拿一石块在另一块较大的石头上碰击，这样就会打下带刃的石片，进而可以制成各种石器。其中有数量很多的劈裂器或砍砸器，可以用来劈裂兽头、兽骨、砍伐树木和修整木棒；还有不少大小不一的刮削器，刃有直的、凸的和凹的，可以用来割肉剥皮，大型的也可用来刮削木棒；还有少量比较精致的尖状器，可能用来割剥兽皮和切割兽肉。

在猿人洞里没有发现木制的工具，因为木质的东西容易腐烂，很难保存下来。既然猿人已能制造多种石器，推想他们也能相当广泛地使用木质工具。



图10.12 北京猿人的石器
1.砍砸器；2.尖状器；3.刮削器

猿人洞里还有大量破碎的骨头和鹿角，其中部分是否是北京猿人制作和使用过的工具，还需要进行深入的研究。但猿人既能利用石料为工具，则利用随手可得的骨头为工具，也是完全可能的（图10.13）。

总的来说，北京猿人已经能够制造多种类型的石器，而且型式比较固定，加工部分也比较精致，表明比其前一阶段的砾石文化已有了较大的进步，生产力有了进一步的提高。

此外，在猿人洞的堆积里发现了大量的用火遗迹。有些石块因被烧灼而变成了黑色，并产生了不规则的裂纹；有些骨骼因被烧灼而呈现黄、棕、蓝、白、灰、绿、黑等颜色，有些也有不规则的裂纹；有些破碎的石英也可能是被烧裂的（图10.14）。在猿



13

图10.13　北京猿人制作和使用石器的想象图

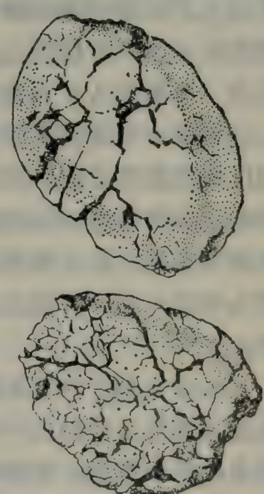


图10.14　猿人洞发现的被火烧裂的石块

人洞鸽子堂底部的灰层中，还发现过一块木炭。

猿人洞里的灰烬成堆，有的厚达六米，表明北京猿人已有了

长期用火的经验，而且具有一定的控制火的能力。

周口店第十三地点也有明显的用火遗迹，而这个地点的时代比猿人洞（第一地点）的时代还要早一些，是较早的北京猿人遗址。这里曾发现一些烧过的骨化石和破碎石块，也有薄层的少量木炭的遗迹。

在国内外一些旧石器时代早期的地点，也发现有用火的或可能是用火的遗迹，但其时代比周口店为晚，而北京猿人是已知的肯定的最早用火者。但还不会造火，只能利用天然火并加以保存。人类首先是通过实践学会了隔离和控制天然火，取得了处理火的一些经验后，才能加以利用和保存起来。

从现有的资料来判断，人类对火的利用大体经历了三个阶段：最初人类还不知道用火，是“无火时期”；而后能利用和保存天然火了，是“用火时期”；更后才进入“造火时期”，即知道怎样来生火。猿人阶段的人类还只能使用天然火，造火是晚一阶段的人类（早期智人）创造出来的。

天然火的来源在若干火山地区可能是易于解决的，但在其它地区就只能来自偶然的天然火。例如在干燥的森林或草地，在有石油或天然气渗出的地区，因受雷电作用而起火；有些种类的煤与空气接触，易于自燃而起火。北京猿人的住地与周口店煤层的露头相距不远，可能他们利用了岩层崩坍而露出煤层所引起的火。

火的使用，对于人类和社会的发展，具有非常重大的意义。火是人类改造自然的一种强有力的手段。火的使用使得人类开始熟食。由于熟食，食物的种类和范围扩大了；由于熟食，缩短了咀嚼和消化食物的过程，使得坚韧的肉类和根茎的纤维分解成氨基酸和糖，从而减轻了人体消化系统的负担；并使食物更富有营养，大大促进了人类体质的发展。

火给人类以温暖，使人类有可能克服气候的限制，不仅生活在较温暖的地带，而且能够生活在气候寒冷的地区，从而扩大了

人类的活动范围。人类大概是在有火保暖以后才在寒冷地区生活的。赤身露体不知衣着的晚期猿人，已分布到亚、非、欧三洲的广大地区。

火给人类以光明。火能照亮黑暗的洞穴，增加人类活动的时间，并改善居住的条件。

火可以驱走猛兽，减少猛兽对人类的威胁，以增强人类的自卫能力。火还是狩猎的武器。猿人用火驱赶猎物进入特定的地区，而便于猎取。

过去有一种误解，以为原始人类最早就是在山洞里居住的。其实，从现生的猿类来看，沒有一种是居住在山洞里的。根据现有的化石证据，无论是腊玛古猿、南方古猿还是早期猿人，都不是在山洞里居住的。只是到晚期猿人时期，人类才居住在山洞里。北京猿人是现今已发现的最早居住在山洞里的原始人类，因而有人认为，原始人类可能是在开始用火以后才在山洞里居住的。

北京猿人生活在森林遍山，灌木丛生，杂草蔽野，猛兽逼人的环境中。他们是一群原始的人，个人的力量是非常微弱的，必须依靠群体的力量，进行集体的活动才能生存。群体中的成员必须共同协作，共同劳动，制造和使用劳动工具，掌握和使用天然火，猎取食物，防御野兽，过着群居的生活。

北京猿人究竟是多少人结成一群呢？根据现代狩猎-采集者群体的人数，一般是10—50人，通常平均为20—30人。这样大小的群体在其它的灵长类中也是普通的。一般认为，在农业开始以前，群体的数目不会有很大的增加。食物是限制原始人类人口增长的首要因素，群体的人数经常在50人以下，因为人口的大量集中将迅速耗尽立即可得的资源，群体不得不分散成较小的觅食单位。由此认为猿人的地区群一般也是二、三十人一群，这是他们的基本社会单位。

在猿人阶段，婚姻形式和社会形态已从早先过渡阶段的杂乱

性交关系的原始群进入了血缘家庭的前氏族公社。血缘家庭是最古老、最原始的家庭形式，恩格斯指出：“这是家庭的第一个阶段。在这里，婚姻集团是按照辈数来划分的：……这样，这一家庭形式中，仅仅排斥了祖先和子孙之间、双亲和子女之间互为夫妻的权利和义务（用现代的说法）。”①

北京猿人已是猿人阶段末期的原始人类，是否仍然处于实行血缘家庭的前氏族公社阶段呢？

北京猿人的体质形态已有明显的进步性，他们的身体已基本上和现代人一样，已能象现代人那样两足直立行走。他们的脑量最大达到1225毫升，已发现的五个成年头骨的平均脑量为1088毫升，已进入现代人脑量的变异范围。在所有的现代狩猎-采集经济社会里，无论是在亚洲、大洋洲、非洲还是在美洲，特别一致的是都有两性的劳动分工，男人狩猎，女人采集。北京猿人已能狩猎鹿类等大的哺乳动物，因而推测他们也可能已有男女的劳动分工。猿人洞的堆积中有表明他们持续活动的很厚的文化层，显示他们至少已有一定程度的定居。上面已经说到，北京猿人已有长期用火的经验，已能较好地管理和控制火。

从以上种种事实来看，自然选择原则已在北京猿人中很好地发生作用，因而他们可能已开始排除同胞的（即母方的）兄弟和姐妹之间的性交关系，而开始向氏族公社过渡。这个问题还有待进一步研究。

北京猿人采集植物的果实和根茎等为食，猿人洞里发现有大量火烧过的朴树子，可能是他们的植物性食物之一。北京猿人也吃肉食，他们狩猎大动物，特别是鹿类，是他们肉食的主要来源。从现代狩猎-采集部落如非洲和大洋洲一些土著民族的食物情况来说，大约1/3的食物来自狩猎，其余的来自植物。总的来说，狩猎只提供20—40%的食物。对原始人类来说，植物性食物如野

① 《家庭、私有制和国家的起源》。

菜和根茎等是他们可以经常获得的东西，因而可以设想植物性食物，从来就是人类食物的最主要的部分。另一方面，狩猎是人类普遍的活动，而且贯穿于整个人类历史中，表明肉食从来就是人类食物的重要的一部分。

那时的劳动生产率是极低的，为着生存，他们终年不息地劳动着。他们用原始的劳动工具，贫乏的劳动经验，简单的劳动协作，去向自然界作斗争，对待自然界的种种灾难，抗击猛兽的频繁侵袭，采集和猎取必要的食物，过着极其艰苦的生活。他们的寿命一般都不长，在已发现的大约 40 多个北京猿人中，约有1/3活不到14岁就死去了，死于30—50岁之间的约有1/4，寿命最高的也不到60岁。

猿人在原始社会中，经过了长期的劳动和斗争的锻炼，克服了自然界的重重困难，在改造自然的同时，也改造了自己，创造了远古的文化，得到了不断的繁衍和发展。

（二）

蓝田猿人

从1963—1966年的四年中，在我国陕西省蓝田县进行了调查发掘工作(图10.15、16、17)。1963年在蓝田的陈家窝发现了一个猿人下颌骨，1964年在公王岭发现了一个猿人头盖骨和部分面骨，1965年和1966年又在公王岭及其附近地点发现了一些与猿人同时代的旧石器（图10.18）。此外，每年都获得了大量哺乳动物化石。

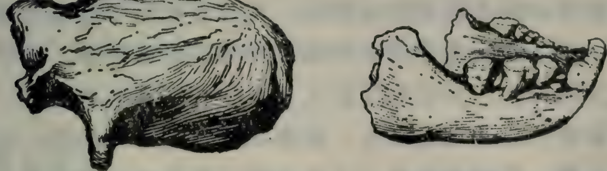


图10.15 蓝田猿人头骨盖骨（左）和下颌骨侧面（右）

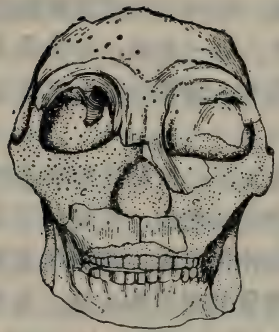


图10.16 蓝田猿人的复原头骨

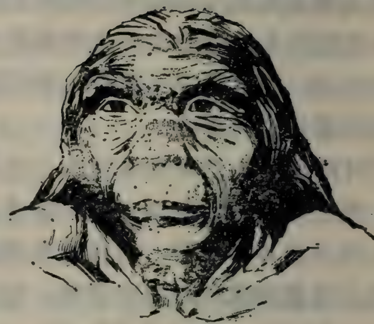


图10.17 蓝田猿人的复原头像



图10.18 蓝田猿人的石器
刮削器（左）厚重尖状器（右）

从眉骨的粗壮形态和其后的明显缩窄，前额的低平，头骨壁很厚，头骨高度较小，牙齿较大和脑量较小(约为780毫升）等一系列性状，显示蓝田猿人的形态比北京猿人为原始，因而是我国迄今发现的最早的原始人类之一。

蓝田猿人的文化遗物不多，石器具有较多的原始性，较为粗糙，经过第二步加工的较少，修制技术也较差。石器大部分是用石英岩和脉石英打制的，原料的利用率较低。总的来看，比北京猿人的石器为原始。其代表性的石器是厚重尖状器（图 10.18， 右），也发现于山西匼河和丁村遗址中，似乎表明蓝田猿人文化同匼河文化和丁村文化之间有较密切的关系。

蓝田公王岭的动物群中，种类最多的是森林动物，如猕猴、虎、象、貘、野猪和鹿等。另外还有一些草原动物如马、牛、羚羊等，结合猿人化石层中古土壤分析的结果，表明蓝田猿人是生

活在气候比较温暖和稍湿润的森林草原地带。

（三）

元谋猿人

元谋猿人化石是1965年5月在云南大那乌村附近发现的，材料有左右上内侧门齿各一个，其形态和北京猿人的很相似，地质时代可能为早更新世晚期，比蓝田猿人和北京猿人为早，这是在我国华南地区首次发现的猿人化石。最近用古地磁法作初步测定，其绝对年代为距今170万年前。1973年冬发掘元谋猿人地点时，在产猿人化石的同一套地层中，又发现了三件人工打制的刮削器，中等大小，原料是石英岩。同时还发现了大量哺乳动物化石。

至于元谋猿人已能用火之说，目前还根据不足。

（四）

除云南元谋、陕西蓝田公王岭和陈家窝的新的猿人化石地点和周口店第一地点也有新的材料发现外，近年来在湖北郧县梅铺的岩洞和郧西县的白龙洞和河南南召县的洞穴中，也分别发现了猿人的几颗牙齿化石。1980年11月在安徽和县发现了一个完整的猿人头盖骨。

在贵州省黔西县的观音洞，发现有两千多件石器，但无猿人化石。许多石器和北京猿人遗址上部地层中的有些相似，但又有它自身的特点。这是解放后我国南方发现的旧石器时代早期最大的洞穴遗址，地质时代是中更新世。

此外，近年来在湖北大冶、辽宁营口等地都有这类发现。在山西、河南、陕西也还发现一些旧石器时代早期的地点。

（五）

国外的猿人

在国外发现的猿人化石地点中，最主要的也是最早发现的是

印度尼西亚的爪哇。

爪哇直立猿人化石最早是1891年在印度尼西亚的爪哇特里尼尔附近发现的一个头盖骨，随后又发现了一根大腿骨。从大腿骨的特征上可以看出，这种灵长类已能直立行走，从头盖骨也可看出脑子已相当大，因而被认为是那时已发现的最早的人类，定名为直立猿人（图10.19）。以后又有了一些发现，至今已有七个头盖骨和若干头骨破片、三块上颌骨、五块下颌骨和五根大腿骨等。其中有一个头盖骨的时代比其它的直立猿人为早，叫做莫佐克托猿人。

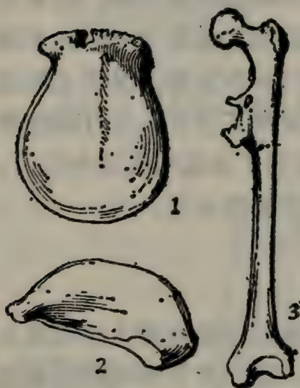


图10.19 爪哇直立猿人的头骨和股骨
1.头骨的顶面； 2.头骨的左侧面；3.左股骨的前面

爪哇的猿人化石的绝对年代，根据近年来用放射性同位素测定出产化石地层所得的结果，出产直立猿人化石的特里尼尔地层，从顶部到底部的年代为距今50—80万年；而出产莫佐克托猿人化石的哲蒂斯层底部的年代，用钾-氩法测定为距今190 ± 40万年，误差极大，还有待作进一步的测定。

非洲阿尔及利亚发现的晚期猿人化石只有下颌骨和顶骨，形态上与北京猿人相似，在摩洛哥发现了这种猿人的牙齿化石，在东非坦桑尼亚奥杜韦峡谷发现的猿人头盖骨和大腿骨也与北京猿人相似，可以肯定代表已能直立行走的人类，在肯尼亚的库彼福勒地区发现了一个几乎完整的猿人头骨，但缺下颌骨。

欧洲德意志联邦共和国海德堡人的下颌骨特别粗壮，上连的牙齿却相对地较小。匈牙利布达佩斯附近发现的晚期猿人头骨穹窿也低，但脑量较大。

最近在法国南部的比利牛斯东部托塔弗尔村附近的阿拉戈洞，也发现了一个猿人头骨，是属于一个18—25岁的青年男人的，脑量1000毫升，其年代据测定为距今大约45万年前，认为是欧洲至今已发现的最早的猿人化石。

前面已经说过，猿人的头骨结构相当原始，上下肢骨则十分进步。这种现象曾经引起人们的注意，作出了各种各样的解释。最先是在爪哇猿人化石上发现这种现象，大多数人类学工作者不敢承认这是事实，说大腿骨不属于爪哇猿人而属于现代人。以后在北京周口店又发现了原始的人类头骨与进步的股骨（不仅有进步的大腿骨而且还有与现代人几乎一样的上臂骨、锁骨和月骨）同存在于一个洞中。怎么解释呢？法国人布勒和沃弗锐提出了一种假说，他们说中更新世时在周口店曾同时生存有两种人类，一种是进步的人类，另一种是落后的北京猿人。周口店洞穴中的石器和用火的证据是前者留下来的，猿人是他们的猎获物，他们把猿人象其它野兽一样猎取到洞穴中来，吃了肉，留下了骨头。这是资产阶级"弱肉强食"思想的反映。在他们的思想中，人群之间的不平等是自古就有的自然现象，这是帝国主义对外扩张侵略、对内压迫劳动人民的反动行为的理论基础之一。他们不能解释，在如此多的人化石中为什么猿人恰恰没有留下肢骨，而那种"进步的人"又恰恰没有留下头骨？近年在坦桑尼亚奥杜韦也发现了和北京猿人一样原始的人的头盖骨和同样进步的大腿骨，更证明了猿人就是头骨落后而腿骨进步。现在虽然国外的几乎全部人类学工作者都接受了猿人具有进步的四肢和落后的头骨这一事实，但是都没有能作出正确的解释。解放后，我们学习了恩格斯"劳动创造人类"的理论，提出了新的解释。在人类的进化过程中，劳动起着主导的作用，作为人类祖先的古猿由于愈来愈多地使用前肢作为抓握的器官而逐渐获得了直立的姿势，两腿单独负担作为行动器官的功能，两手更适应于抓握的机能，可以愈来愈熟练地进行劳动，因而四肢发展的速度较快。长期的劳动也促进了脑

子的发达，使头骨得到了相应的进步。头骨落后于四肢，反映了脑子的发达落后于四肢，证明了意识是劳动的产物。人类进化的第一位动力是劳动而不是意识。

五、智 人 阶 段

1. 早期智人（或古人）

早期智人（或古人）阶段的人类化石，已在亚、非、欧各洲的许多地区发现。由于最早的古人化石是1856年在德国迪塞尔多夫城附近的尼安德特河谷中发现的，因而在人类学上也常把古人化石统统叫做尼安德特（尼人）类型。

我国在解放前只有一颗所谓河套人的小孩门齿被认为属于古人类型，解放后在广东、山西、湖北等省都有发现，主要有大荔人、马壩人、长阳人和丁村人。

（1）大荔人　大荔人是1978年在陕西省大荔县段家公社发现的，材料包括一具相当完整的人头骨化石、十余种动物化石和180多件石制品。

大荔人化石及其伴生的哺乳动物化石、文化遗物，产自洛河第Ⅲ阶地下部，其时代为中更新世晚期。

这个人头骨是我国迄今发现的直立人和智人之间最完整的化石，其形态介于两者之间。

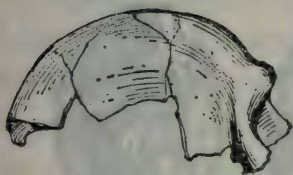
动物化石中有肿骨鹿、鹿、古菱齿象、马、犀牛、鸵鸟等。

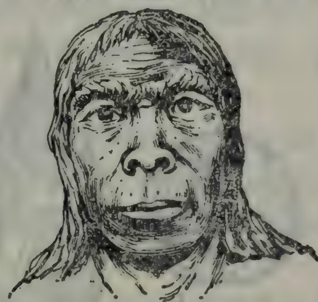
文化遗物以石制品为代表。石器类型单调，均为刮削器，器型较小。

（2）马壩人　马壩人化石是在广东曲江县马壩狮子山发现的一个头盖骨（图10.20）。这个发现不仅扩大了中国远古人类的分布范围，而且填补了我国人类发展过程中的一个重要环节。

马壩人头盖骨可能是一个中年男人的，眉脊粗壮而明显突出，在眉脊后方的额骨部分明显缩窄，类似猿人。头骨厚度不及

猿人，与尼人相近。眼眶上缘呈圆弧形，也与尼人相似。头骨高度和额倾斜度也在尼人的范围内。另外与西欧的典型尼人也有明显的不同（图10.21）。


图10.20　马坝人的头骨化石


图10.21　马坝人复原头像

与头骨化石伴生的动物化石都是华南更新世洞穴堆积中常见的大熊猫——剑齿象动物群的一些种类，表明当时的气候潮湿而温暖。

（3）长阳人　长阳人化石是在湖北长阳下钟家湾村附近的一个岩洞中发现的，这个化石标本是一块左侧上颌骨断片连同两个牙齿。前部不大向前突出，腭面凹凸不平，与现代人相似，但也有一些可能是比较原始的性状，如犬齿隆凸显著，鼻腔底较为平坦等。

伴生的动物中有中国鬣狗等，其地质时代可能为更新世中期之末或晚期之初。

（4）丁村人及其文化　丁村遗址是1954年在山西襄汾丁村附近发现的，材料包括三个人牙化石、大量旧石器和哺乳动物化石（图10.22）。三个人牙是上内侧门齿，上外侧门齿和下第二臼齿，全是右侧的，同属于十二、三岁的小孩，其形态性状介于猿人和现代人之间。伴生的动物有梅氏犀、印度象、水牛、鬣狗和鸵鸟等喜暖的种类，表明当时汾河一带的气候比今天温暖而湿

润，大致相当于现在的华南地区。1976年在丁村又发现了一块大约两岁幼儿的右顶骨的后上部。

丁村人与北京猿人和现代黄种人在体质形态上都有不少相似之处，如有铲形的门齿，从顶骨后上角有带锯齿的缺刻来看，可

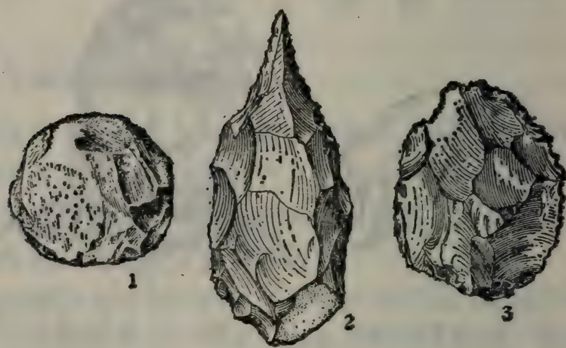


图10.22 丁村人的石器
1.球状器；2.大三棱尖状器；3.多边砍砸器

能有顶枕间骨，这些都表示他们之间可能有亲缘关系，丁村人是介于北京猿人与现代黄种人之间的一个中间环节。

丁村的石制品共发现二千多件，原料以坚硬的角页岩为最多。打片主要用碰砧法。石器的主要类型有厚尖状器、砍砸器、刮削器和石球等。这些石器的类型都较为规整固定，丁村石器的多样性表明丁村石器的用途已有明显的专业分工。

丁村文化和北京猿人文化有相似之处，例如都以石片石器为主，单面加工的石器占多数，有些石器的类型相同等。但是丁村文化也有其自身的特点。比较起来，可以看到丁村文化和蓝田猿人文化、匼河文化有着较为密切的关系。

（5）鸽子洞位于辽宁省喀左县，1973和1975年作了发掘，发现石制品 280 余件。此外，还有用火的遗迹和30多种哺乳动物化石，制作石器的原料主要是石英岩。打片采用了锤击法和砸击法，石器的类型有刮削器、尖状器和砍砸器。石器的制作技术、

打片方法、石器的大小和类型都与周口店第一和第十五地点相近，是北京猿人文化的继续和发展，是北京猿人文化向北发展的新资料。其时代大体上与丁村文化期相当。

（6）许家窑人及其文化　许家窑遗址位于山西阳高县古城公社许家窑村东南1公里处梨益沟的断崖上。经过1976、1977年两次大规模的发掘，获得了大量脊椎动物化石、石器、骨器和人类化石。地质时代为晚更新世底部。

人类化石有较完整的顶骨三块、枕骨两块、左上颌骨一块（附连部分牙齿）和一些零星的顶骨破片和牙齿，分别属于十多个个体。头骨壁很厚，顶骨曲度介于北京猿人和现代人之间。牙齿粗大。

石器有刮削器、尖状器、雕刻器、石钻、砍砸器和大量的石球和石核，属旧石器时代中期。

此外，1971年在贵州桐梓还发现了可能是更新世中期或晚期的两个人牙化石和同观音洞文化相似的一些石器和大量哺乳动物化石。

一百多年来，在除美洲、大洋洲以外的各个大陆上都发现了相当多的古人化石，时代介于晚期猿人和新人之间。这些化石有的较完整，有的较零碎，早晚不同，形态各异，有的时代较晚反而形态较原始。因此对这些化石之间的关系以及在人类发展史上的位置有着多种说法。比较普遍的说法是发现于西欧大陆的许多时代较晚的化石属于典型尼人，其它的称为非典型尼人。在非典型尼人中有的形态较近典型尼人，被称为前尼人，有的形态较近晚期智人，则称做前智人。

典型尼人通常以法国南部圣沙拜尔村附近山洞里发现的人化石为代表，这是1908年发现的一具男性老人的骨架。有头骨和比较完整的骨架，身长约160厘米。以往一般采用的关于尼人身长，复原象的研究主要是根根这一标本。

他的头骨已破成多片，复原起来可见眉脊发达，头顶低平，

额部很倾斜但不缩狭，头骨最宽处比现代人的低，但比猿人的稍高，头骨后部仿佛被从上下方向压挤了似的，不象现代人那样圆隆，颞骨鳞部的上缘几乎成一直线，不象现代人那样成一向上凸的弧线，这些特点都反映了他的脑子的外形较原始，比较地接近圆的馒头形而不象现代人那样较近球形，虽然形状原始，但他脑子的体积还是很大的，脑量初定为1600毫升，近来改定为1575毫升。他的脑子比晚期猿人大，是长期劳动促成的。人类在劳动过程中不断总结经验，提高自己对自然界的认识和改造的能力。劳动的发展使得愈来愈多的感觉信息向脑子传来，也促进脑子内部的综合分析机能的发展，对身体各种运动功能的控制也更加精细，于是脑子愈来愈大了，形状也与晚期猿人有所不同，由上小下大的馒头形逐渐向球形发展，因此使他的脑颅形状介于晚期猿人和现代人之间。

古人的脑量已达到现代人的水平，远比猿人的脑为大和复杂，已经具有比猿人更高的智慧。他们所制造的石器有了很多的改进，能够狩猎巨大的野兽。尼人能用兽皮当作粗陋的衣服，不仅会使用天然火，也可能已会取火，因而能适应各种气候条件，分布于亚、非、欧三洲的广大地区，生活了很长的时间。

马壩人和长阳人生活在江南的时候，江南的气候温暖、湿润，山间是茂密的森林，丘陵地带大都是碧绿的草地；在森林和草地里，生活着各种不同的动物如熊猫、剑齿象和犀牛等，但大部分动物和现在那里的相似。

丁村人生活在太行山西边的汾河流域。那时候，丁村附近的气候比现在还要温暖些，山间覆盖着森林，山林里有豺、狼、狐、熊等食肉类野兽，还有相当多的象和犀牛；山前有丘陵草原，有广阔的平原，草原上生活着大角鹿、赤鹿和喜爱在林中生活的斑鹿，野马和野驴成群地奔驰于广大平原和丘陵草原间，大群的羚羊在这里寻食杂草。

沿着汾河两岸的广阔地区，是丁村人经常活动的场所，他们

在这里制造石器，在这里取水喝，也猎取前来喝水的各种野兽。

古人开始有埋葬死者的习俗。他们不仅使用天然火，可能已经能够人工生火，并且已穿着衣服，不再象猿人那样赤身露体了。

古人阶段的人类社会形态，已从原始公社前一阶段的前氏族公社进一步发展成原始公社后一阶段的氏族公社（母系氏族社会）。这时的婚姻关系从族内婚进到族外婚，也就是一氏族的成年男子集体出嫁到另一氏族，与该氏族的成年女子结为婚姻，但死后仍安葬在本氏族的领地内。

2. 晚期智人（或新人）

晚期智人（或新人）类型，出现于近五万年内，是古人的后裔，在形态上已经非常象现代人。由于新人类型的化石最早是1868年在法国克罗马农村发现的，所以有人把新人类型的人类化石也叫做克罗马农人类型。

新人化石不仅曾在亚、非、欧三洲的广大地区内发现，而且在大洋洲和美洲也发现了这种类型的化石，因而新人的分布比古人更为广泛。

中国已发现了许多新人化石材料，在华南有广西的柳江人，四川的资阳人等；在华北有内蒙古萨拉乌苏的河套人和北京周口店龙骨山的山顶洞人等。

从新人阶段开始，现代各主要人种开始分化出来，克罗马农人具有某些与白种人（欧罗巴人种）相近的特征，是现代欧洲白种人的祖先。

（1） 柳江人 柳江人化石是1958年在广西柳江县新兴农场通天岩的岩洞中发现的，化石材料包括一个完整的头骨（缺下颌）、两段股骨和一右髋骨、骶骨、椎骨，属于一个中年男人，股骨可能属于另一女人（图10.23）。

这个头骨具有黄种人的许多特征，如颜面上部、鼻梁和嘴部

向前突出的程度与现代黄种人相一致，硬腭中等大小和门齿呈铲形等。年龄在40岁以上，沒有发现文化遗物。动物化石属我国华南山洞中常见的大熊猫——剑齿象动物群，表明当时的气候是温暖湿润的。

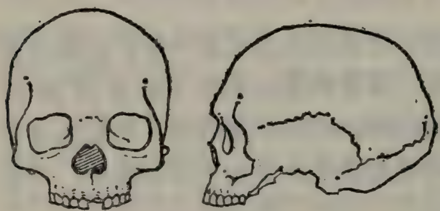


图10.23　柳江人的头骨化石
正面（左）侧面（右）

（2）　资阳人　资阳人化石是1951年修建成渝铁路时在四川资阳的黄鳝溪大桥桥墩工程中发现的一个老年妇人的头骨。头骨的颅顶部分保存完整，颅底大部缺失，另外还有硬腭一块。同时还发现一个骨锥。

头骨比较小，但仍在现代中国人的变异范围內，有一些原始性状，如眉弓较发达，枕骨內面的大脑窝比小脑窝深而且广等。与资阳人共存的动物化石有猛犸象、麂等。有人认为它的时代较晚，但目前还无定论，这里仍把它作为新人化石之一。

（3）　山顶洞人　山顶洞人化石是1933年在北京周口店龙骨山顶的另一个小山洞中发现的，包括三个相当完整的头骨，一男两女，加上其它零星骨头，至少代表八个个体，同时发现有骨针和少量石器，还有装饰品和埋葬死者的证据（图10.24、25、26）。

1939年魏敦瑞研究山顶洞人头骨后，认为男的老人接近日本北海道的虾夷人，中年女人是似爱斯基摩人，青年女人是似美拉尼西亚人。

1960年经我国人类学工作者重新研究，认为山顶洞人代表原始的黄种人，而与中国人、爱斯基摩人和美洲印第安人特别接近。

近年考古研究所用放射性元素（C^{14}）测定法测出山顶洞的兽骨化石，年代为18340±410年前。

（4）　河套人　1922年在內蒙古自治区乌审旗的大沟湾发

现过大量动物化石，其中有一颗小孩的上外侧门齿，代表所谓“河套人”。1956年内蒙古博物馆的工作人员又在乌审旗嘀哨沟湾村附近发现了人类的左股骨的下半段和一块右顶骨破片。增加了对河套人形态的了解。

（5） 水洞沟遗址 宁夏回族自治区灵武县的水洞沟遗

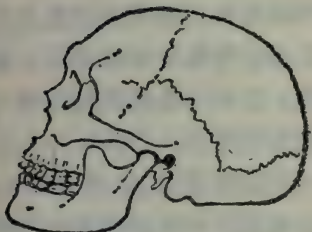


图10.24 山顶洞人的头骨化石

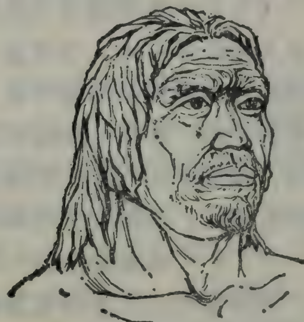


图10.25 山顶洞人的复原头像

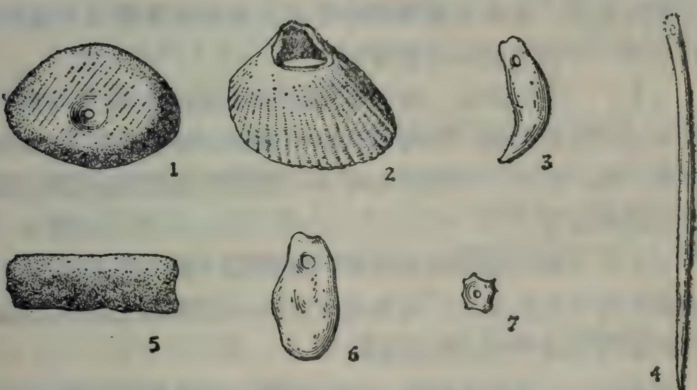


图10.26 山顶洞人的装饰品和骨器
1.钻孔的砾石；2.蚶壳；3.穿孔的獾犬齿；
4.骨针；5.骨管；6.穿孔的鹿犬齿；7.石珠

址，是最早发掘的遗址之一。解放后我国考古工作者进行了重新研究和发掘，过去有人把水洞沟的文化遗物同内蒙乌审旗大沟湾的

文化遗物合称为“河套文化”，重新研究的结果表明这两个地点的文化遗物是不相同的，大沟湾的石器多较细小，并且有柱状石核和细石器，表明它比水洞沟的石器有较多的进步性质。过去把水洞沟的时代说成是旧石器时代中期，重新研究的结果认为应为旧石器时代晚期。

（6） 峙峪遗址 山西朔县的峙峪遗址发现于1963年，材料有人的枕骨一块，石制品一万五千多件，烧石和烧骨等多块，装饰品一件和16种动物化石。石器是用脉石英、石英岩和硅质灰岩等制成的，体积一般都不太大，主要的类型有小型砍砸器、尖状器、刮削器和石镞。装饰品只有一件，是用石墨作原料，由一面穿孔而成。峙峪文化与大沟湾文化有密切关系。

（7） 小南海遗址 河南安阳的小南海遗址发现于1960年，材料包括七千多件石制品和一件装饰品，伴生的动物化石有鬣狗等十八种。小南海石器遥承北京猿人石器而有所发展，从它有类似细石器的细小石器来看，有可能是我国中石器及新石器时代文化的先驱，也有可能同峙峪文化、大沟湾文化和下述的富林文化组成一个独立的小石器传统。

（8） 富林遗址 四川汉源的富林遗址发现于1960年，1972年进行正式发掘，发现石器五千多件，伴生的哺乳动物化石有野猪、鹿、熊等。石器较为细小，类型有刮削器、尖状器、端刮器和雕刻器等。

（9） 其它晚期智人化石 据报道，在台湾省台南县左镇莱寮溪发现了人头骨片，其年代可能在一万年到三万年之间，这是台湾发现的最早的人类化石。

还有在辽宁建平发现的一段肱骨和山东新泰发现的一个臼齿都属晚期智人，但难于确定其时期是更早些还是更晚些。

此外，还有1951年在吉林榆树周家油坊发现的两块头骨碎片和一根胫骨（代表榆树人），在江苏泗洪下草湾发现的一段股骨（代表下草湾人），在云南丽江发现的三根股骨（代表丽江人），

这些可能是旧石器时代晚期或其后的人骨，它们确切的地质时代还难于确定。

我国旧石器时代晚期的文化遗物发现多，分布广。这个时期的智人化石及其文化遗物的发现和研究对现代人种族起源的探讨，尤其是对黄色人种或蒙古人种起源的探讨提供了重要的依据，表明了中国的远古居民当时同外界有过接触和文化交流，但是他们及其文化有其自身的继承特征。

从更新世早期起，我国的古人类，经历了各个阶段，其形态特征有着明显的继承关系。例如上頜铲形门齿、高而前突的颧骨、较垂直的鼻骨、头骨上的矢状脊和印加骨等都是黄种人的特征或出现率特高而与西方的尼人或现代白种人不同。

（1） 上頜铲形门齿 我国发现的古人类上门齿材料，全部都具有铲形，无一例外，如元谋猿人、北京猿人、郧县猿人、桐梓人、丁村人、柳江人、河套人、山顶洞人等。我国新石器时代人类铲形门齿的出现率也很高，例如在半坡组中，男性为88%，女性为100%；殷代人的出现率也高达80%以上（毛燮均、颜誾，1959）。在我国现代人中，出现率高达96.2%，而在其他人种中有的出现率为零，最高的也不超过5%。

（2） 高而前突的颧骨 颧骨高而前突是现代黄种人的重要特征，颧面较垂直且较朝向前方，而白种人的则由上前向下后倾斜，且朝向外侧方。北京猿人、大荔人、马壩人、柳江人、山顶洞人颧骨保存的部分都显示这种性状。我国新石器时代人类的颧骨也都保持着这种性状。

（3） 较垂直的鼻 北京猿人、大荔人、长阳人、柳江人、山顶洞人等都有较垂直的鼻。

（4） 矢状脊 头顶中央隆起的矢状脊出现于北京猿人、大荔人、马壩人。现代黄种人中也多见，而少见于白种人。

（5） 印加骨 印加骨是位于两顶骨与枕骨交接处的缝间骨。北京猿人、大荔人、许家窑人、丁村人都具有此骨。也多见

于现代黄种人而少见于白种人中。

由上述可见，在中国以至在东亚发现的古人类化石，其形态性状有明显的相似性，由此可见他们之间的体质发展有着肯定的连续性（吴新智、张银运，1978）。

六、人 种 的 起 源

现今世界上有着黄、黑、白、棕等肤色不同的人种，分布在世界的五大洲，这些人种究竟是怎样起源的呢？

在五大洲都发现有现代人类型的晚期智人或新人化石。在亚非欧三洲还发现其前的早期智人或古人化石，而且还有更早的猿人（直立人）化石。那么，现代人种是从当地的新人或古人以至猿人演化而来的呢？还是从某一地区的新人或古人演化而来的呢？这是两种基本上相反的观点。虽然这两种观点多年前就一再有人提起，但近年来随着新的人类化石的发现和新的研究成果，又成了人类学界热烈讨论的一个理论问题。

1. 系统说

系统说（Phyleticor phylogenetic view）认为人种是由旧大陆的许多中心起源的，沒有扩散，在旧大陆大部分地区作为一个物种的地区变异而发展成的。各地区的人种是由当地的较古的人类（如尼人或古人以至猿人）直接演化而来不可能在几万年內由一个地区向外扩展而形成现在的各主要人种。

近年来不少人提出了类似的观点。

2. 迁徙或代替说

迁徙或代替说（migration or replacement view）认为各人种是由一个已具有现代人形态的人群向外迁徙，代替了当地原有的人群而形成的。这个单一的地区现在还不能完全肯定，但最可

能是西亚。也有人认为向外迁徙的时间在古人时期就已开始。理由是具有现代人种特点的化石在各地区出现的时间有早有晚，以西亚地区发现的最早，由此而扩散到亚非欧三洲的其它地区。现代人种是这种人群的地区性变异，但都同属于一个物种。

上面已经讲到，在中国发现的许多人类化石，由猿人、古人到新人，都具有一些明显的黄种（蒙古人种）的特点，因而可以说黄种人在中国以至东亚地区，有其久远的继承关系。与我国邻近的许多国家如日本，至今发现的最早的人类遗迹不过距今两、三万年以前，因而日本的远古居民最初是由亚洲大陆迁徙过去的。美洲的印第安人过去曾被叫做“红种”，这是由于他们有在面部涂抹红色颜料的习惯而引起的一种误解，实际上他们的肤色是黄的，是黄种人的一支，一般认为最早是由亚洲东北部经白令海峡而进入美洲的阿拉斯加州，以后再分布到美洲各地。目前在美洲发现的最早的人类遗迹，不过两万年左右。

黑种（尼格罗人种）的起源问题现在也沒有解决，非洲发现的古人化石与具有黑人特征的新人化石的形态有许多不同的性状。

白种（欧罗巴人种）的起源问题也是同样的情况，西欧发现的新人化石如克罗马农人具有明显的白种人的性状，可是在欧洲发现的尼安德特人化石的性状，就与白种人有明显的不同。目前有着三种意见，一种意见认为西欧和中欧发现的尼人，经过较长的时间可以演化成白种人；另一种意见认为是外部迁来的现代智人，代替了尼人而成为白种人；第三种意见则认为外来的现代智人与尼人混杂而成为欧洲的白种人。

棕种（澳大利亚人种）的来源是长期争论的一个问题。从四十年代起，有三个来源的假设，在六十年代末开始提出了一个来源而三次分别定居的理论。近十年来新的发现又对一个来源的理论发生了怀疑，而提出了两个来源的理论。

在澳大利亚虽然已发现了一些零散的证据，表明澳洲开始有

人类居住，可上溯到距今四万年、甚至五万年之前，但至今发现的有确实人类化石证据的还是少量的，其年代距今不过26,000年前，而且主要局限于澳大利亚东南部的若干地点。

1979年弗里德曼和洛弗格伦认为澳洲曾经有过两次互不相干的迁移。一是南路，一批以粗大骨骼为代表的体格魁梧的人来自东南亚，可能从爪哇经过帝汶而进入澳大利亚西北部，然后沿西海岸南下；另一路是更北的路线，可能从东亚中国华南来的体态较为纤细（根据骨骼）的人群，经过印度支那、加里曼丹和新几

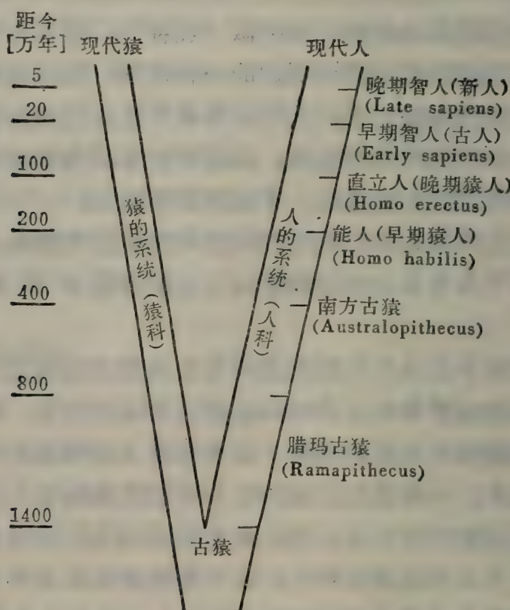


图10.27 人类进化系统示意图

内亚，而进入澳大利亚东北部，随后沿东海岸南下，其中一部分人也许最后穿过陆桥而到塔斯马尼亚。这两批不同来源的人群互相混杂，产生了现代澳洲土著人，其形态介于该两种祖先类型之间。（图10.27）

七、人类发展的展望

最后，我们对人类起源研究和人类的未来作一简单的展望，作为第十讲的结束。

在人类的体质形态和物质文化方面，由于近一百多年来世界各地人类和猿类化石以及石器时代文化的发现和研究，总的发展过程大体已经明确了，但还存在着不少问题。

从一千多万年前到大约四百万年前的从猿到人的过渡时期内，发现的化石还很少。一千万年左右的腊玛古猿至今还只有一些上下頜骨破片和零星的牙齿，新发现的头骨还在研究中，它们在进化系统上的位置还有待进一步的研究来确定。然而可以设想，如果肯定这个过渡时期的存在，那么即使腊玛古猿的人科位置最终被否定了，也一定会有其它代表早期人科成员的化石类型出现。

南方古猿类最早的化石不过四百万年，因此在八百万年到四百万年之间还存在着一个很大的空白，还沒有任何可靠的化石资料。可能是过渡时期晚期的代表的南方古猿原始类型也还只有很少的材料，它们的形态特征目前也很少了解。这种类型怎样进一步发展成能制造工具的早期猿人，现在也不清楚。南方古猿类中的粗壮型大概是灭绝的旁支。从南方古猿的两足直立行走的姿势，可以合理地推想它们能使用天然工具，但是，其中那些类型也能制造工具，目前还不了解。最初打制的、沒有规准的石器，特别是在数量少，其它证据缺乏的情况下，如何与自然破碎的石块区别开来，目前还有一定的困难。此外，在亚洲和印度尼西亚的爪哇和我国南方以至中部是否也有类似非洲的南方古猿的存在，目前也还缺少可靠的化石资料。以上种种问题的解决，都有待今后在非洲和亚洲南部，包括我国南方的广大地区的新第三纪和第四纪早期和中期的地层中发现更多的材料和进行更深入的研

究。

自从奥杜威发现“能人”化石及共生的石器以后，提出了在晚期猿人或直立人之前是否有一个早期猿人阶段的问题。近来有证据表明在非洲其它地区特别是东非其它地点也可能有早期猿人和属于这一时期的石器文化的存在。关于早期猿人能否成为一个独立的阶段还有待更多的化石和石器材料的发现。至于早期猿人和南方古猿的关系也还需要通过进一步的深入研究才能得到解决。

晚期猿人的化石材料较多，分布的范围更广，已达到亚、非、欧三洲的广大地区。这些化石是否属于同一类型，各地区的早期智人是否由各该地区的猿人演化而来还是主要是由某一地区的猿人演化来的，是否有灭绝的旁支，现在还不能肯定。早期智人中的西欧的典型尼人，一般认为是已经灭绝的旁支，那么各地区的晚期智人是怎样演变来的，现在世界上的各主要人种和黄种、白种、黑种和棕种，究竟是从一个大地区形成的，还是从各个地区分别形成的，现在还不能作出肯定的解答。

我国是人类起源和发展的重要地区。在云南省开远和禄丰已有腊玛古猿类型的化石发现，在广西壮族自治区和湖北省发现的几颗牙齿，可能是类似南方古猿的类型。巨猿化石主要是在我国发现的，它的系统位置和生活习性等还没有确定，需要继续根据现有的线索，在广西、湖北、湖南、贵州等自治区或省开展调查发掘工作。在中更新统下部或下更新统上部地层中，已发现有云南元谋猿人和陕西蓝田猿人的化石。在陕西东部邻近各省也有猿人活动的痕迹。周口店北京猿人遗址现在正在继续进行发掘，人类化石也要作深入的研究。智人化石在我国有更丰富的材料，需要进行系统的研究。

新石器时代及其后各历史时代人骨的研究，可以了解当时的种族和民族成分，帮助确定当时的社会制度以及我国各民族人民的起源。虽然从人类学的发展过程来说，骨骼的纯形态学研究已

逐渐处于次要位置，但由于我们现在还缺乏这方面的资料，要积累更多的材料和进行系统的研究。当然，在进行具体工作时，要吸取新的科学成果，避免繁琐哲学。

关于采用新方法、新技术的问题。要提高研究工作的质量必须有新方法、新技术的配合和应用。例如各种测定化石的相对和绝对年代的技术，化石的无机成分和有机成分的分析和测定等，对于人类起源的研究有着重要的作用。新技术的应用也可能开辟研究的新方向。从化石的外部形态到内部结构，从定性到定量的研究，是日益扩大的新趋向。各种数学统计方法，特别是多变量分析法，以至电子计算机的应用，也日渐普遍和增多。近年来对现生灵长类和人类的分子生物学水平的研究已取得可喜的进展，但也提出了一些新的问题，在这方面我们必须迅速采取措施。

一切事物都在变化发展中，人类本身也是一样。那么，未来的人类会是什么样子呢？这是大家都感兴趣的问题。

曾经有过各种各样的议论，说什么人类的脑子愈来愈发达，头部会变得愈来愈庞大；而随着人类物质文化的飞跃发展，出门不用走路，双手也不用费劲劳动，按按电纽就行了，四肢会愈来愈退化，食物愈来愈精练，吃几颗丸子就能维持几天，消化道等内脏器官系统也不用工作了，如此等等。因此，预测未来的人类将是头大如斗而身体细小的怪物。

现有的科学事实表明，在人类发展的漫长过程中，随着社会实践的劳动的发展，人脑确实是在逐渐增大，但到二、三十万年以前，脑量的平均值便和现代人相近。更后，人脑的体积并不再继续增大，只是在脑的形状上还有些改变，而脑子内部的结构则更加完善和精致，脑细胞的数目和密度增大，联络增多等等。说人类的脑子会无限地增大是缺乏事实根据的。

我们的身材在漫长的进化过程中，不是在逐渐减小，而是在逐渐增高，四肢更为发达，虽然这种变化是很缓慢的过程。

随着人类社会的发展和人的思想觉悟的提高，随着生产力的

巨大发展和脑力劳动与体力劳动的对立的缩小和消失，劳动“本身成了生活的第一需要”①，人类的身体会愈来愈完善，愈来愈匀称和健壮。认为人类将来会变成头大如斗、身体细小的怪物的说法是毫无科学根据的。

复习思考题

1．学习人类起源和发展的历史，有什么意义？

2．人类认识自身起源的历史过程？

3．关于人类起源的时间和地点，目前学术界有什么样的看法？

4．什么是从猿到人的过渡阶段？它的化石代表是什么？关于过渡阶段目前存在着哪些有争论的问题？

5．人类的发展经过了哪几个阶段？每个阶段的化石代表和主要特点是什么？

6．学习人类起源和发展的历史以后，你有什么收获，还存在什么问题？

① 《哥达纲领批判》，第14页

第十一讲　生物与环境

朱　靖

一、生物与环境的关系

1. 生物与环境统一才有生命现象

地球形成之初，约在45—50亿年前，在地表上是绝对的无机环境。当时只有太阳辐射能、大气、水、岩石等无机的环境物质基础。在大气中不含氧气，当然也就沒有臭氧层。强烈的短波高能紫外光可以大量地直接射到地面，对生物极端有害。这就是尙无任何有生命体的地球无机环境阶段。

无机环境在强烈的太阳辐射能的作用下，发生高溫骤变，促使地球表面大气、水、岩石在交界面的这个薄层中进行物质交流循环、三态变化、分化融解，进行着一系列物理、化学变化，逐渐产生了无机化合物。在特定的环境条件下高分子无机化合物发展成为最简单的无氧呼吸（无氧交换或无氧代谢）的生物，如厌氧菌的发生。这大约在最初的15亿年后的时期。

这种原始生物由于生命活动需要氧元素物质，就把水分子中的氧原子分解出来供其需要。由此地球环境中开始出现氧化，氧气的出现导致细菌大量滋生，光合作用开始出现使氧气不断增多之后，促使嗜氧呼吸的生物不断发生。地球上空逐渐形成能阻止紫外线照射的臭氧层，对紫外线起到过滤作用。由于生物对太阳紫外线过敏，所以臭氧层的出现对生物的发展和繁盛是极重要的一环。在细菌出现后约过10亿年间，出现了燧石藻类等。生物的迅速发展，又促进了氧气的增长；因为生物自身可以产生氧气，

所以氧气的不断增多，反过来又促使有氧呼吸的生物发生。大气圈里氧和二氧化碳的含量过去和现在完全不同。在漫长的地质年代中它们的含量比例既有缓慢的渐变，也有剧变。

藻类出现后约15亿年，逐渐产生了陆生植物。大气圈中氧含量增加到现在含量的百分之一。当时地球大气圈和现在金星的大气圈差不多，在这个环境中生命更加活跃，生物也就有了大发展的可能，同时生物界开始了生存竞争。由水生生物演化出陆生生物，特别是陆生植物，如地衣等。在生物的作用下，出现了土壤的形成。土壤不仅是岩石表面薄层的细粒，同时也是在地质历史的过程中由矿物质、水分、空气、有机质和生物等共同形成的一种有一定结构的特殊物质，它是介于无机物和有机物之间的有呼吸作用的半生命物质。土壤的出现促使了生物的大发展，特别是植物的发展和种子植物大量出现。土壤中大部分有机物质是植物的产物，现在植被的形成和发育是与土壤的形成和影响分不开的。这样地球终于从无机环境过渡到有生命的有机环境阶段。这时约是 6 亿年前的寒武纪。

这时，地球环境在原来的无机的水圈、大气圈和岩石圈的基础上，又增添了土壤圈和生物圈，这五个圈组成了现代地球生物环境的总体，成为一切生物和人类的环境物质基础。

约在石炭纪、二迭纪，估计两亿三千万年到三亿二千多万年以前，森林遍及整个大陆，摄取大气圈中的大量二氧化碳，产生出大量的氧气。当时氧气的含量比任何地质时期都高，甚至比现在还高。所以当时还出现了大型昆虫，如有翼长一米的蜻蜓。昆虫的大小受呼吸和血液循环功能的限制。如果现在的昆虫体格依然如故，则会产生供氧不足。由于当时植被从大气圈和大洋中过度摄取二氧化碳，所以自然界中逐渐失去平衡，致使植物无法满足其生活需要，而陷于难以生存的状态。

直到距今一亿年前的白垩纪，海藻等大量吸取二氧化碳，形成生物灰岩。二氧化碳减少，使原来笼罩在大气圈周围的二氧化

碳云团也逐渐消失。而二氧化碳含量减少，植物光合作用受到抑制，由此适应于二氧化碳新含量的显花植物随即发生。二迭纪、三迭纪时，制造石灰岩的浅海区动物很贫乏，所以沒有大陆架沉积。白垩纪时，大陆漂移活动趋强，大陆架发展很快，大陆架浅水处的生物繁茂，才形成大量的沉积。

生物圈形成之后，对地球物质和能量转化循环有重要的作用。现代大气中二氧化碳的正常含量为0.03%，通过生物的呼吸，能够每三百年再循环一次；氧的正常含量约20%，通过生物的光合作用，每两千年再循环一次；氮的正常含量约80%，生物固氮作用以及食物转化过程与自然界的再循环也经过了一个长远的过程。整个水分，包括占地球面积70%的海洋，通过生物的吸收、排泄、蒸发蒸腾作用，每20万年才能循环一次。其它矿物质，如磷、钙、钾等都已成为生物体和生命活动中所不可缺少的物质，而这些物质的再循环可能需要几亿年。地表植被中所含的碳估算为$4-5\times10^{12}$吨，占大气二氧化碳含量的三分之二。以树木平均年龄为30年计算，全球森林每年约有150亿吨碳转化为木材，而木材也是碳元素的主要贮存处，所以森林是二氧化碳的主要转化者，对于净化大气当然也起一定作用。在地质年代的碳化过程中，一切化石能源物质又转入了物质能量再循环的贮存过程。

在人类科学技术和人类社会生活的迅速发展中，由于需要燃料而动用了大量化石能源物质，通过能源物的转化——燃烧，增加了大气中的二氧化碳含量，使地球表面出现了新的温室效应，从而导致地球表面的温度升高。由于植被迅速减少或被破坏；影响了二氧化碳的循环和贮量；而光合作用的减少使氧的生产降低，这样将影响环境质量的变化以及生物和人类本身。氧、碳、二氧化碳、氮、水等基本的生物地体化学循环以及土壤的形成、营养物质的再循环、以及水和空气的自然净化，都是维持复杂的生物系统存在所必须的基本生态学过程。对人类来说，其它生物，特别是植物，勾通了人类与自然的联系，起着人类及其赖以生存

的物质世界之间的媒介、转化和贮存的作用。自然演化史表明，生物是自然环境的产物，也是环境的一部分，一方面它适应环境，另一方面又改造环境，从而构成了环境。生物只有与环境结合在一起才有生命。

2. 生物结构的不同层次

自然界形形色色的生物，不论是单细胞或多细胞的，低等或高等的，都有各种不同的结构和功能，都是由多层的系统所构成，如细胞、组织、器官及其系统；个体、种群、群落、生态系等层次。种群、群落、生态系是生物作为物种或类群生存的结构形式。在此，着重介绍种群以上的各种结构。

（1） 种群 生物种的存在并不是以单个个体生存的形式存在的，而必须是同种个体集聚在一起依群体的形式存在的。这个群体不仅仅是聚合众数之和，而是在年龄组成、性别比率、出生率、死亡率、生物潜能（biotic potential）、密度、扩散分布、增长型、通讯信息、行为型、遗传型等各方面都是具有一定的结构和功能的一个互相依存、互相制约的有机整体，并占有一定空间又随着时间的发展而变动。即称之为种群。种群是物种存在的形式。

种群在单位时间和空间中不断地增殖、消亡，侵入和迁出，同时在外界自然因素的影响下，数量消长变动，空间配置、行为等方面都有变化，同时这些生物学特性的变化又影响到种群本身的组成结构，以至遗传型的变化。而在变迁过程中，维持着物种特性的相对稳定性，表现为一个自我调节系统（self-regulating system），这种过程即谓之种群动态。掌握物种种群动态的规律和影响的因素，对于制定合理利用生物资源，控制有害生物，揭示物种进化机理都是十分重要的。

种群是一个整体，其生物学特性只有在群体水平上才能表现出来。这些特性可以用统计学的函数来表示。在自然界要测定某

种生物种群的所有生物学特性是比较复杂的，但可以测定种群的几个重要特性，而推算出其它特点。或是在种群的特定空间中采用样本方法，取样测定种群的特性。

种群密度就是在特定时间内单位面积或容积的个体数量。一般以单位时间面积内个体数或单位时间容积内的生物量（biomass）来表示。密度又区分为粗密度（crude density）和生态密度（ecological density）。由于种群为非均匀分布，粗密度为所处空间范围内的平均个体数或生物量，生态密度为所处空间范围内，物种实际栖息在空间范围内的个体数或生物量。单位时间—空间范围内的数量为相对密度或相对密度指数，常用以比较和推算种群分布配置的不均匀性和不同时间的差异。种群动态中种群增长特性常用种群增长曲线表示，种群动态则常用连续的种群增长曲线来表示（图11.1）。

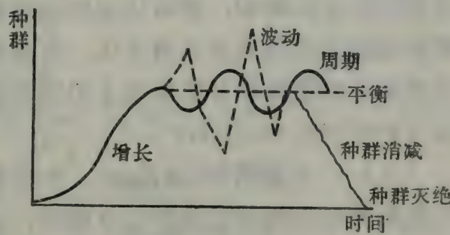


图11.1 种群增长的不同阶段的示意图

（2） 群落 群落是各种生物种群生存在同一特定的空间或环境范围内的自然组合，反映了该空间范围的典型自然面貌。在不同的空间范围内其群落的结构组成是不同的，从而构成不同大小的群落。小的为小群落（Minor communities），很多小群落构成大范围内的大群落（Major communities），如森林、草原等。

群落也有一定的生物学特性，如层次结构（垂直层次和平面配置的分配格式）、物候相、群落演替、顶极阶段、交错群落、生活型等等。陆生群落中森林的分层结构最为复杂，从下而上有地下层、地表层、单被层、灌丛层、乔木的树冠层和顶层等，各层中均有复杂的生物类群。在不同群落中，有机体占有相似的生态位（niches），即称为生态等价（ecological equivalents）。

生态位是维持种群生存和增长的多维环境空间。在草原上，澳大利亚的袋鼠、北美的野牛、欧亚的高鼻羚羊、野马、野驴、非洲的多种羚羊、斑马、以至现代人类在各地放牧的家畜都可谓具有同等的生态价。

生物群落的概念，不仅广泛地应用于陆地生态系统，也适用于水生环境。全世界生物的自然群落，可以其所适应的气候梯度的分布型而加以解释。在地球表面，几乎任何地区，如果没有受人类剧烈改变的影响，都可以观察到自然群落和环境的关系。群落和生境随着环境梯度逐渐变化，形成生态差型（ecoclines）。利用这种生态差型和群落配置来研究环境的差异，即谓之生物梯度法（gradient analysis）。

（3） 生态系（生态系统） 如前所述，有生命活动的生物与无机的非生命的环境是不可分割的、密切地相互作用和相互影响的。任何一个自然体都是由生物与无机环境两个基本组成成分构成的一个通过它们相互依存、相互作用而完成物质与能源流程的开放系统，即生态系。生态系所涉及的范围，随着特定的物质和能源流程的范围可大可小，例如小至一个池塘，大至森林海洋等。若涉及整个地球的全部范围，则称之为生物圈。其中的有生命的组成成分就是该空间范围内的生物群落。

从完成能源和物质流程的结构而言，任何生态系都是由四个阶层（水平）的组成成分所构成的。

① 非生物的物质和能源，包括无机物质、水、气体、土壤和太阳能。太阳能是万物运动的能源，也是生物所能摄取的能源的唯一渊源。

② 生产者 自养生物可以借助于太阳的热能把无机物质制成其它生物生活的能源者，确切地说是初级生产者，主要是指绿色植物。

③ 消费者 异养生物通过摄取其它生物为能源者，主要是动物；寄生生物与腐生生物也属于此阶层。根据消费者在能源和

物质传递中的位置或在食物链中的位置，可依次分：初级消费者、次级消费者、三级消费者等。鉴于前一级消费者是后一级消费者的生产者，所以为了避免混乱，可以把生产者称为初级生产者。

④ 分解者（或称还原者） 将有机体的复杂有机物分解为无机物和腐屑，释放到自然环境中，以便被自养生物再利用。

简单的生态系实例可以用水体生态系表示之（图11.2）。

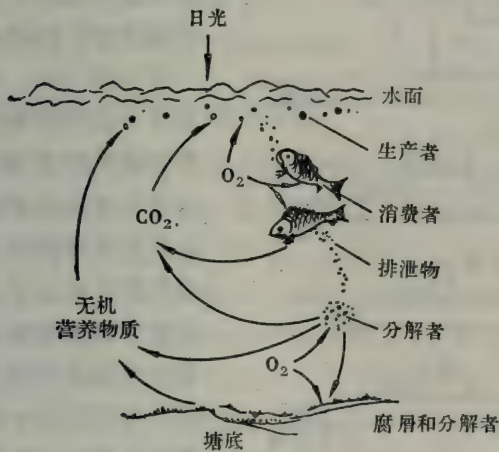


图11.2 水体生态系物质流的示意图

谚语说："大鱼吃小鱼，小鱼吃虾米"。当然大鱼不一定只吃小鱼，也还吃水生植物，虾米还要吃小虫——浮游动物，浮游动物还要吃浮游植物，总之它们之间形成一个复杂的食物关系。这样一个通过食物而摄取能量和营养所表现出自然界中各种生物之间传递能量过程中的一定关系即为食物链，在实际情况下，很多生物之间的关系绝不是像这样简单的一对一的单向关系，而是复杂交错形成网络的。在生态系中，生产-消费者结构中形成不同的层次，即营养层次（水平）。各级消费者所获得的能量均呈递减性的。一部份由于有机体自身的生存需要营养，其中一部份

自然消亡，所以每高一级消费者所得到的能量也是递减的。从营养水平的角度看，不论个体数量或生物量、或能量，在不同层次之间呈现出一定形状的锥形，此即为生态锥体（生态金字塔）（图11.3）。

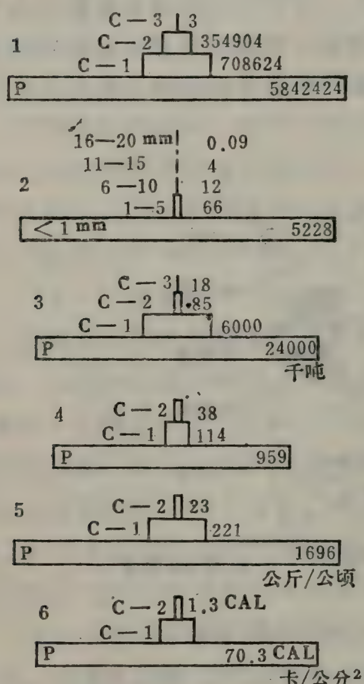


图11.3 生态锥体示意图

1—2示数量生态锥体；1.P生产者，每英亩有机体数；C—1食草无脊椎动物数；C—2蜘蛛等扑食昆虫数；C—3鸟类；2.P每公顷土壤无脊椎动物数；3—6示生物量和能量的生态锥体；3北海生物群落生物量；4、5威伯湖生物群落生物量，6西达湖生物群落能量。

由此可见，生态系的属性为：（1）空间上具有区域位置；（2）具有完全系统功能（能源、物质、信息、行为型等）的基本结构，是一个开放系统，有明显的适应于特定环境的主导生物种所形成的群落和亚系统；（3）它们在时间——空间上有生存需要的共同的“资源”要求；（4）具有系统的自我调节和自我组织的功能，达到开放式的动态平衡，可以排除一定程度上的外部干扰；（5）整体是演化的，包括演替和进化。

生态系突出的特点是在自我组织和自我调节的基础上系统的整体性和动态平衡。

在其它各种不同条件下，有些是可以复制模拟，甚至形成闭合式的系统或人工生态系。

由于人类活动的影响，生态系的物质和能源的流动很多变成

非环流性的（acyclic）和不均衡性的。自然保护工作从广义上讲，就是要保护自然生态系统能源和物质的均衡性和环流性，纠正人类所造成的非环流性为环流性。

按任何一种层次形成的生物组成结构都必需在各自赖以生存的一定的环境中才能生存，才有生命活动，才能体现其系统的生命特性。生物与环境相辅相成的关系，就是不同层次生物组成结构的共性，同一性。生态学是研究生物与环境之间相互关系的科学。当前它着重研究生物群体系统及其与环境系统之间的相互关系，以及其物质基础和调节适应的规律。

3. 环境因子及其对生物的影响

生物有机体周围所有一切无机和有机的因子都是它的环境。环境因子的分类原则有很多，通常可分为自然地理因子（物理因子），如气候因子，地球化学因子，土壤因子，水体因子等。和生物因子，如动物、植物、微生物等。环境因子的作用不仅是单因子作用，而是整体性的（holocoenotic）。各种因子在不同条件下起着不同的主导作用，分析其中主导的因子是十分重要的。有些因子起基本作用的，有些因子起近因作用，是激发性因子。在此，略介绍几种一般比较注意的因子。

（1）太阳能　虽然原生质曝露于日光之下即将死亡，但是太阳能是一切生命的最基本能源。它可用能量、光质（波长或色）、光强度、光照长度来表示。很多生物的生命活动、结构和行为特点，都是与光能密切相关的。有的脊椎动物和昆虫对不同颜色有不同的效应。植物的光合作用率随着日光的波长而变异，光强度决定光合作用率，所以日光对植物特别重要。但有些植物可以在森林底层极弱的光线条件下生存。光周期性（photoperiodicity）的影响对各种动、植物来说，其反应是不同的。日照时间的长短控制着陆生或水生动物的活动和植物生长的规律。由于日照长短可影响生物的生长周期，作物按此可分为：（1）长日

照作物——花期在每天日照12小时以上；（2）短日照作物——花期每天日照12小时以下；（3）不受日照影响的植物。日照时间的长短还影响动物的繁殖周期，如迁徙、有些鸟羽、兽毛的脱换等。光强度的作用似乎不如光周期性的作用强。人为的光照实验利用这种光周期的变化，可以改变或缩短动物的繁殖周期和性成熟期。光周期的变化甚至可以影响动物和植物的激素机制和昆虫的滞育等。

（2）温度　生物所能忍受的温度上、下限之间大约有300℃，即100℃——200℃。实际上很多生物只能生活在狭小的温度范围内，但有些动、植物处于休止状态时，则可忍受很低的温度。有些微生物是耐高温的，如热泉水中的细菌等处于85°—88℃，依然能生存。一般生物对于上限比下限更敏感，容易达到忍受度的上限，即临界状态。在水体中温度的变化比陆地和空气中的小，相应的水生生物温度忍受限度就更狭小。在种群的栖息地和群落的生境中的小气候比大气候更有影响。

温度变异性的生态学意义是十分重要的。如温度在10°—20℃之间波动和平均在15℃以及恒定在15℃对生物的作用是全然不同的。不论昆虫的虫卵或幼虫，或有些高等动物，特别是温带地区的动物，在变温条件下的生长要比在恒定温度条件下生长快。变温动物对环境温度的依赖性比恒温动物显著，尤其是各种变温动物通常都具有最适的环境温度，原生动物为24°—28℃，而上限是42℃；一般动物生命活动温度的下限为冰冻。但是每种动物的温度极限都与其生理功能、营养状况以及忍受的时间长短有密切的关系。昆虫必须在发育的起点温度以上才能开始发育；完成一定的发育阶段，必须要一定温度的积累。根据有效积温法，可以推算出当地昆虫一年内可能产生的世代数。温度的节奏随着光、温度、潮汐的变化控制着动植物的季节和昼夜活动，温度也反映在陆地和水体环境中的地带性和层次性。反之，随着光照长度接踵而来的温度变化对动植物的生长、休止、冬眠、滞育、迁徙、分

布等都有密切关系。

（3）水　水不仅是生物生命活动所必需的，而且也是生物体的重要组成成份。所以在陆生生物的生活中，水是极重要的影响因子。即使在水生环境中，水量的大小及其中盐量变化也有重要的影响。一般用降水量、湿度、以及空气中的蒸发量或水源可利用的面积作为测量的指标。水也足以反映生物群落的面貌，如：

荒漠	降雨量每年约 15 英寸；
草原 疏林草原 开阔林地	降雨量每年 20—30 英寸；
干旱森林	降雨量每年 30—35 英寸，
湿林	降雨量每年 50 英寸。

水分的变化，造成湿润或干旱，不仅影响生物群落组成，而且影响生物的生理机能。降低食草动物食物中的水分会显著降低其繁殖力，甚至引起蛰伏。空气中的蒸腾作用对植物影响明显，植物从土壤中吸取的水份有97—99%是通过蒸腾作用消失的。动植物为了适应空气中的湿度而改变活动节律，所以还可以作为环境中水分条件的指示种。

温度、湿度相互作用，形成气候特征的主要因素。大陆性气候和海洋性气候两个基本气候类型就是依此而分。特定小范围空间的气候，即为小气候，如雪层上的气温可达零下-60—70℃，而雪层覆盖下的温度可在 -10℃ 左右。

（4）盐度　盐度对于水体环境的影响较大，盐度的差异形成地球上两大类水体，淡水含盐量为0.5%，海水为33—35%。在水体或土壤中还有各种溶解盐类，也是生物所必需的，所以又称为生物盐（biogenic salts），如氮、磷、钾、钙、镁等。磷虽含量较少，但对于生物的生命活动十分重要。钙是脊椎动物，软体动物机体中必不可少的组成。镁是叶绿素的必需的组成成分。还

有很多极少量而又为生物生命活动所必需的盐类称之为微量元素（微量营养物质 trace elements, micronutrients, oligonutrients)。由于缺乏这些元素或物质就会产生疾病，如铜和钴的不足，使植物和食草动物发生疾病。这种元素的缺乏或不足，对于自然界也会形成生态平衡失调，或成为不健全的生态系。有些鱼类在生殖、育成过程，回游都对环境盐度的适应有一定的特点，形成阶段性的变化。

（5）酸碱度　水中的酸碱度（pH 值，氢离子浓度）主要是由水中游离的二氧化碳的含量及其与碳酸盐的关系决定的。水中的二氧化碳与氧气的含量相似，变化是相当大的。空气中的二氧化碳含量不多，但极易溶解于水中。进入水中后不像氧气成为游离状态，而是与水结合，成为 H_2CO_3，是一种极易与其它碱类结合，形成有—CO_3 或—HCO_3 的碳酸盐类。这些物质在水中是营养物质，同时也是一种缓冲物，可以保持水中氢离子浓度处于中性状态。水中 CO_2 逐渐增长可以加速光合作用和很多有机体的发育，如果其浓度增高，则氧的含量就会降低。水生生物处于高浓度 CO_2 时甚至会因窒息而死亡。水中游离二氧化碳愈多，则水愈呈酸性；如果游离的二氧化碳保持一定水平，则碳酸盐愈多，水愈呈碱性。各种水生生物对于酸碱度（pH 值）都具有一定的适应范围，过酸或过碱都是不利的，影响生物代谢、繁殖、卵的孵化等等。鱼类一般能适应的范围为 pH 5—10。

（6）土壤　如前所述，沒有生物就不会有土壤，土壤是生物的产物，它是由气候和植被的相互影响而形成，也与地形、水位、母岩和矿物质的基底有密切的关系，其中还有空气，所以有称之为土圈（pedosphere）的。它与气圈、水圈组成生物圈的三大基质。

对于生物来说，土壤也是生物生存环境的因子之一，不仅植物生存离不开土壤，就是动物，有的一生，或一生中的一部分时

间都生活在土壤中。约有95%的昆虫在其生活史的某一阶段都是在土壤中生活，土壤的物理特性及其构造都对它们有很大的影响。土壤的温度，不论是昼夜不同时间，或年间不同季节变化，都有较大的变化，有的地方地表高温可达65℃（卡拉库姆沙漠），78℃（撒哈拉沙漠），而随着深度的增加，温度急剧下降，或者相反，温度逐渐增高。极地的动物在洞穴中感觉比地表温暖，而沙漠地带，洞穴中则较凉爽。

在自然环境中还有很多因子如地形、地貌、气压、气流、火、声等都对生物有一定的意义。此外，还有生物因子。一种生物对于另一种生物是环境，而且还成为大范围内环境的主要组成。如森林或大面积的林地，通过改变太阳辐射和气流，对空气的温度、湿度、风速及降雨等气候因素都有多方面的影响。森林地区田间约有80%的太阳辐射为树木枝叶所截阻，树冠接受太阳热能，就增大水分的蒸发。一公顷云杉林一年约蒸腾4200吨水，其中一个生长季节蒸腾约2130吨，其上空和附近空气湿度要比无林地区高15—25%。由于林区气温较低，湿度又较大，水蒸气容易凝结成云。所以"有林泉不干，天旱雨淋山"。夏季上空和地表的温差也小，不易形成急剧上升的气流，减少产生冰雹等的可能。由于林冠遮蔽，林中的热量不易很快散失，因此相对的说，白昼气温低，夜间高，冬暖而夏凉。同时，植物的茎干又形成为其它生物栖息的基底，枝叶花果等成为其它生物的食物、摄取生物能源的主要来源。

不同种生物有机体也可形成其它个体生存的环境，并形成寄生、共栖、共生等关系。寄生是一种生物长期或短期的依附于另一种生物（寄主、宿主、中间宿主）体内或体外表面作为生存的基质，以寄主的体液、组织或营养物质为食。人体内就经常有蛔虫、绦虫、吸虫等寄生。共生是两种生物彼此互利地生存在一起，缺此失彼，都不能生存。共栖是两种生物共同栖息于一处，彼此互利，但各自独立生活，如鸟鼠同穴。西北地区旱獭洞穴中

常栖居漠鵰、沙鸭、地鸦，旱獭并不惊扰它们，并与它们和平共处，当这些鸟惊飞或鸣叫时，旱獭就可以得到它所看不到的警报信息，提早防犯。还有一些反常的共栖，如扑食者与猎物之间原是敌害关系，而现在反而共栖，例如麻雀常是红脚隼的猎物，在半沙漠防风林内为了繁殖，曾有麻雀在红脚隼的巢缝中筑巢育雏，也有称其为“巢寄生”现象。

即使是同一种生物的不同个体之间，也成为环境的生物因子。这是由于生存空间的限制，形成密度制约效应（Density-dependent effect），这往往是生物与环境关系中较为重要的一个方面。

环境因子从各方面影响生物，对主要影响的效应可分属如下：

① 致死效应（lethal effect） 极度影响，如极热、极冷、缺乏湿度等导致死亡。

② 掩护效应（masking effect） 相对湿度低，可以增加机体蒸发湿度，所以温血动物还有可能在无法忍受的高气温条件下生存。

③ 直接效应（directive effect） 产生针对性反应，有机体可以处于较好的条件。

④ 制控效应（controlling effect） 影响若干机能的效率，但不足以形成反作用，如温度、压力、粘性对于代谢、分泌和运动的影响。

⑤ 缺欠效应（deficient effect） 由于缺乏某些主要成分，或降低到不适宜的低浓度所造成的缩减某些生命现象或活动。

同一种环境因子在不同时间地点可能产生不同的效应。

4. 生物对环境因子的适应

生物必须处于能获得必需的能源和物质的环境才能生存、繁衍。而对这种必需的能源和物质，有一个基本要求的限量——阈

值 (threshold)。超过或低于这个需要的限度都会发生限制或影响其生存或繁衍等各种生命现象的。限度的上下界即为临界点。任何产生临界效应的因子即为限制因子。它是在不同的条件下，起主导作用的因子。环境因子对生物生存产生影响，使生物对环境的需要在某些薄弱环节上发生危机。一般在自然界中植物生长所需的水和二氧化碳是较为充足的，而缺欠了某些微量元素的最低量，就会影响它们整个的生长。黎必西 (J.Liebig) 在1840年就此现象提出了最低限量定律。另一方面，若是环境因子质量超越生物的忍受力，会影响某种生物的兴盛衰亡。生物的生存和繁茂取决于环境综合条件质和量的完整性。生物在演化和发展过程中也形成了对环境因子在一定限度内的适应性。谢福德 (V.E.Shelford) 在1913年对这种现象提出了生物忍受定律。1934年泰勒 (Taylor) 等把这些概念扩大到其它环境因子质与量两方面的上、下极限，并且考虑到时间因素（或生活史的各阶段）。(图11.4) 现代，更注意到把这个概念扩大到多种因子相互影响 (factor-interaction) 的限制作用和最适度 (optimum)。限制因子和最适度的概念不论在理论上和实践上都有十分重要的意义。

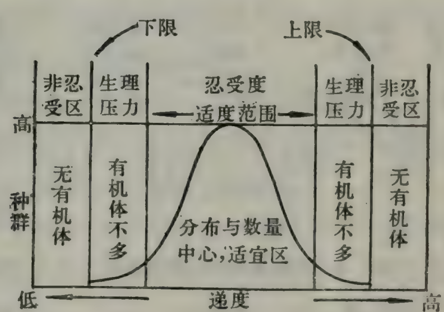


图11.4 忍受度与种群分布和数量的关系

生物可以对于某一因子的影响有宽广的忍受范围，而对另一种因子则很狭隘；如果对于很多因子都有较宽的忍受范围，则就有可能较广的分布；如果某一生态因子对一种物种并不是最适度的，则会降低该物种对其它因子的忍受限度。环境因子的限制作用，往往在繁殖期会成为临界阶段，对繁殖的个体、

种子、卵、胚胎、幼苗、幼虫、蛹等最容易受威胁。如环颈雉引入北美北部十分成功，而在北美南部，不论多次大规模引种，都失败了。成体生存良好，但不能繁殖，因为在产卵期卵不能忍受当地的高温是一个明显的因素。当然还有别的原因。但目前还难以确定眞正的限制因子。

一个原理要在实践中证明是可应用的，就必须既有质的分析，也要有量的分析。限制因子和最适度不仅要用单位时间內的平均生物量，而且还要用产量的变异系数来表示，如以农作物产量为例，不仅应具有平均最高产量，还要测出变异的最低系数，才能选择最适地区，幷找出限制的原因。

任何环境因子都有质与量的变动范围，生物对于任何环境因子的适应都有一个适应范围，生物与环境之间适应范围的类型，在质与量上都有两种基本类型，常用厌、嗜（适、喜）和狭、广等词首或词尾来表示（图 11.5、11.6）：

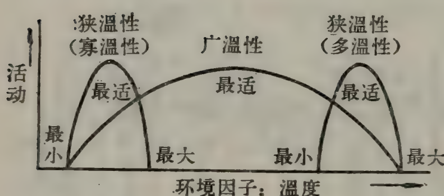


图11.5 忍受度与适应型的关系

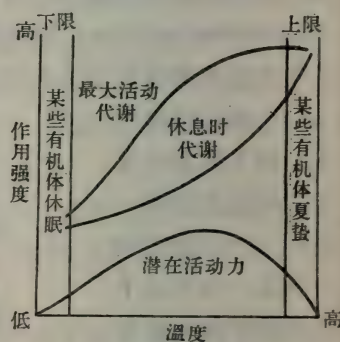


图11.6 环境与冷血动物活动的关系

嗜、适、喜，	-philus	嫌、厌、背，	a-(an-)
嗜酸性	oxyphil	厌气性	anaerobic
嗜温性	thermophil	背光性	aphototropism
狭适者	Stenokous (Stenoky)	广适者	Euryokous (Euryoky)

狭温性	Stenothermic	广温性	Eurythermic
狭水性	Stenohydric	广水性	Euryhydric
狭盐性	Stenohaline	广盐性	Euryhaline
狭食性	Stenophagous	广食性	Euryphagic
狭栖性	Stenoecious	广栖性	Euryecious
⋮		⋮	
⋮		⋮	

除了对环境质与量上各种不同类型的生态适应外，随着进化，还有生理机制的改变。对温度的适应，由异温型(Poikilothermy)变为恒温型 (Homoiothermy)。在形态上的适应型也是很明显的，按运动特征可分为：水生型，游泳型，挖掘型 (Fossorial, burrowing)，奔跑型 (Cursorial, running)，跳跃型 (Saltorial, leaping)，攀附型 (Scansorial, climbing)、飞行型(Aerial, flying)。

许多生物在演化中适应相似的环境呈现趋同现象，表现出一些基本规律：

（1） 贝格曼规则 (Bergmann's Rule 1847)——一个物种的地理差异，表现为在其分布范围内温暖地区的个体要小于寒冷地区的。不论是温血动物或冷血动物都相似。

（2） 艾伦规则 (Allen's Rule)——动物体的肢端，如尾、耳、嘴以及其它部分，在该物种分布范围的寒冷地区小于温暖地区。

（3） 葛罗吉规律 (Glogor's Role)——温血动物在温暖地区的个体黑色素增多，在干旱地区则红和黄、棕为多，而在寒冷地区色素逐渐减褪。

5. 生态平衡

平衡是生物学中极其重要的一个概念。最初是克劳德·伯纳德 (Claude Bernard) 1878 创用的。有机体内周身经常维持一个

內在体液环境，滋育细胞与组织，是细胞与环境交换物质的介质（媒介），以保持适宜生命活动所需要的正常条件。后来凯浓（W B Cannon）等人应用调节措施和反馈的概念加以扩展，强调协调的作用过程促进稳定状态。外界环境因子总是在干扰有机体內在的条件，有机体持续地在抵消这些影响，力求得到生存环境的稳定性。这个原理涉及进化的过程。低等生物的活动之所以受到很大的限制，就是因为它们沒有高等生物所具有的稳定性的调控机制。溫血动物比冷血动物就可能有更大的活动时间和空间。所以广义的平衡，是极其重要的适应性，它包括有机体在持续变动的外界环境中生存，为了功能稳定性，必需有自我调节机制，调节控制有机体的各个系统。

达尔文解释过自然平衡，指出植物、食草动物和食肉动物之间数量多少的自然平衡关系。食肉动物数量过多，它们很快就耗尽了它们的食物，而死于饥饿；作为食物的植物和食草动物随之增加。食物关系（食物链）之间某一环节数量多少的明显变动，都将影响其它环节的变化。甚至由于嚙齿动物传染的疾病也是这样。鼠类多了，跳蚤等体外寄生虫增多，传染的疾病也就有可能发生。寄生虫与寄主，扑食者与猎物之间的关系都会由于一个环节涉及另一个环节。即使在完全沒有人为干予的自然群落，由于种群大小、数量的变动、生活史周期的长短以及其它因素的影响，在任何短暂的时间內也难于维持严格的自然平衡。

其实，在生物界中各种不同的结构水平都存在平衡的机制。在个体水平上的平衡主要是通过机体组成和新陈代谢的形态-生理机制，使生物与环境维持平衡，呈现个体的生命现象。如人体是一个水的系统，人在干旱空气中会消耗水份，而又要去寻找和摄取水分作为有机体大量的补偿作用，自然地防止水份向环境释散。有机体也消耗能量，保证自身在环境中的独立性（生存和存在）。它与环境幷不处于“平衡，”而是与周围环境保持交换的稳定状态。这种信息的渊源能帮助它自己去摄取能量，幷消耗能量

而获得生存。这个调节过程即为平衡（又称自我平衡 Homeostasis）。

生理学上很早就注意到自我维持这个过程（the process of self-maintanance）了。如血液就是一种内环境，它能起平衡作用。通过有机体的复杂的调节作用，可以保持血液各组成成分的稳定性。生物或多或少总使自身保持平衡。平衡过程就是利用信息贮存及其调节控制的过程。所有生物都具有自我维持的特性。生物依靠信息传递，而任何信息传递不只是一种类型的绝对的复制，而是分成很多的组合单元。生命过程获得的信息，通过不同的渠道，有机体可以随时作出抉择并把它贮存起来，这些抉择的反复实现使有机体可以维持其整体性。个体生命期所贮存的信息，在决定其行动中有重要的意义，各组织、各系统都有贮备。适应即唤起进化中的记忆，即贮备的信息，以便将来处于与过去相似的环境时应用。有机体有双重的依附关系：（1）内在的遗传系统信息，（2）外来的、环境对于作用系统的影响。先是内在遗传的影响，后来有外界因素逐渐深入诱导的影响，随即再产生反馈系统。高等动物就有更大的能力可以利用过去个体贮存的信息（遗传性）来调节它们的控制。生命系统的控制是各种各样的，从时间来看，有的很快即可调节，如神经；有的很慢，如进化；而负反馈则涉及各种控制。调节过程中排除了不匹配的过程，有机体可以沿着这些方向发展，因为个体数量多，其中只有部份个体涉及到有变异的存在。组成种群的各个个体可以有很敏感的调节，但种群调节是比较缓慢的。

物种种群之所以能维持平衡，是由于在生活环境中受到种群密度的制约。由于有密度相依因子或非密度相依因子的激发，从而使种群行为机制改变，减少或增加种群的增长率，或维持种群一定的大小等方式而导致反馈调节。有的物种不能实行自我限制，而是受外界因子的控制才能使种群得以平衡。如前所述，通过竞争、扑食-猎物，寄生-寄主等关系的调节，达到种间的平衡。

群落的演替以及达到顶极阶段，是演替中各种种群之间向共同方向变化，相互作用，而围绕在一个平衡的水平上下调节所造成的。环境的干扰大，群落的物种组成变化也大；环境干扰小，其变化也小（图11.7；11.8）。种群平衡是由于经受长时期的环境变化之后，在短期内表现出的稳定性。实质上是随着环境条件变化而持续地变化着的一个动态平衡的阶段。

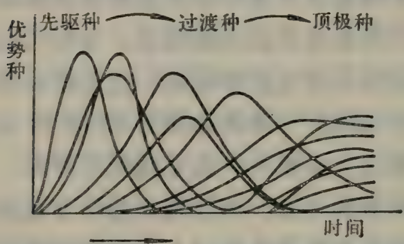


图11.7 特定时间内演替过程中物种连续相示意图



图11.8 北美落叶林演替过程与相嵌型形成的过程

在生态系的结构水平上也有起调节作用的机制，它控制着有机物质的生产和分解营养物质以及能流，使之维持平衡。特别是在较大范围内系统中的物质循环和能流具有不受外界控制的自我校正的平衡，如有外分泌物质(ectocrine substance)的作用等来调节着系统的功能。由此可见，生态系与其组成成分（有机体个体和种群）相同，同样具有自我维持和自我调节的机能。

总之，在不同水平的生物结构中都有不同机制的平衡规律。生态平衡即可泛指为不同生物系统阻尼环境改变和维持平衡状态的调节作用。

各种生物系统与环境系统之间的生态平衡系统中的“感受器”和“效应器”受到数量的控制，这种控制即反馈。生态学流程中输出的超支可以控制输入，或者增加输入，或限制输出。通过反馈形成平衡。正反馈即加速离差(deviation-accelerating)或

称积极控制(animate control)，负反馈即是校正离差（deviation-counteracting）或称消极控制（inanimate control)，因此平衡是有一定限度的(极限)(图11.9)。若环境压力增加，系统虽然在调控，但不是回复到原初的水平。如现代工业造成释放大量二氧化碳，而不能为水体碳酸盐所吸收，输入增加，就达到比原初水平要高的新的平衡。所以其正的平衡稳态的制控只有在进化调节后的阶段才能实现。新的生态系容易趋于波动，不易阻抗外界的干扰。并不是自然体表面上的稳定（如具有植被、水土不流失、经流充润、水质清晰等）就算是生态平衡。生态系的平衡很重要的一个特点是系统中需有自我维持和自我调节的机能。生态系能够维持本身的稳定状态，自我控制就是使之稳定的一个重要组合。当一个系统变为不平衡时，这种不平衡状态本身所引起的问题还能使这个系统回复到平衡状态，所以稳定的结构是具有许多校正和调节的功能系统的。

一个地区沒有竞爭或扑食-猎物关系的物种往往是优势种，并容易形成单元性(monopoly)，单元性继续发展，进一步由于很多其它物种逐渐消失而趋向更单纯化(simplification)，单纯化是非常脆弱的系统。多样性(diversity）就有可能阻抗对于生态系任何单一部分的超压，而使不稳定状况的威胁减少到最低限度。若是某一物种数量过多，病原体和灾害通过这个种群也很容易蔓延。然而如果增殖变缓，其它非寄主物种就有阻碍病原侵击寄主体的可能。所以如果有单种作物、扑杀天敌或除去扑食种、有侵占性的外地种引入较为脆弱的生态系、缺少本地种以至达到明显的程度和气候变化不正常等现

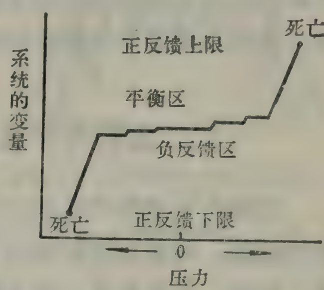


图11.9 不论压力引起的离差，在平衡区范围内，借负反馈作用保持相对稳定。在平衡区外，正反馈导致系统迅速破坏。

象，这些都意味着系统内部缺欠调节功能。如果当地多样性保持在尽可能高的水平上，则系统的自我调节水平应该是依然存在的。如果一定要用人为调节控制方法来代替多样性和系统本身的自然调节，则往往会同时损伤很多非目标种（non-target species），以至加剧了环境的日益增强的不稳定性。每一个生物物种都是不可替代的基因贮存库，正是依靠这些不可替代的遗传财富，生物界和生物圈才有可能应付其本身对未来发展的适应。难以预料，在变化的环境中，人类为了自身的生存，是否会遭到遗传学上的冲击，所以只有现在尽可能保护自然生物群落的多样性，才能准备对未来的万一应急。

由此可见生态平衡内含的基本属性。所以说，决不是单纯自然景观表面上的稳定就是生态平衡。现在，生态平衡的概念常常被用泛，以至与原意差别甚远。生态平衡主要的特征是系统中需要具备有自我维持和自我调节的机能，而这种机能在现时的表象，则是具有最适度的持续的生物生产力，能经受环境系统变动的压力，自然调谐到平衡稳定的状态。

二、生物与环境的关系在空间上的反映

生物与环境的关系在空间上反映的主要形式之一是分布配置和生活型。自然环境的地势气候、水分、岩石、底土、土壤、植被、动物、微生物等一系列因素综合作用，相辅相成，形成整体，生物的分布是环境因子综合作用限制的结果，也是生物适应的结果。

地表自然界一切的发生、发展与变化的能源是太阳辐射能。太阳能转变为热能，热量的多寡、温度的高低，气候等自然现象的分布规律都是与太阳能的分布有密切联系。由于太阳能分布的特点，使自然环境的其它因子在地球表面不同部位的分布也有明显的差异。一个区域范围内的气候条件，即如温度、降雨、蒸发、

日照、风等等，全年各季变化差异，构成了不同类型的气候。气候随纬度、高度以及处于离海洋和内陆的距离不同也有很大的差异。随纬度变化有两个主要原因：第一，地球是椭圆形的，依一定的轨道旋转，使投射在地表各区域的太阳能分布不均匀，在赤道太阳能射入的是直角，纬度愈高，太阳能射入的角度愈斜，增加了扩散，自北向南是有规律的地带性分布，热能效应十分明显。第二，各区域气流运动的类型不同，赤道和极地附近由高压到低压是顺时针方向环流，而中部则是逆时针方向流动，或由西向东（图11.10）。由于水体增进和释放热能都比陆地要慢，所以热能交换在海洋区域慢，而湿度大，形成海洋与内陆这两个生态学的主要生境类型。这些环境因子的综合作用的结果，对于决定或限制生物生存的作用也是比较显著的。

地球表面气候可分为五带：寒带、寒温带、暖温带、亚热带和热带。每带再分为区和亚区。每个带、区中生存着不同种生物，它们是长期适应于该地带气候，这些生物共同形成一个具有特点的群体，即生物群落(Biomes)。生物群落之间的区别并不完全与生物的分类学特征相关，它们之间对于环境的反应，不论在形式、结构、习性、生活史类型等方面都具有相似性，形成生活型(Life-form, Christen Raunkaier 1903)。如极地的植物大都是矮茎垫状形的，葡伏地面，其芽苗大都在根部萌发，这样可以避免严冬寒风形成的冰粒的吹刮，冰粒对高处茎枝具有强劲的磨蚀作用。在温暖气候中，植物却长成高大的枝干，但又受到周期性的干冷影响，所以形成落叶的休眠阶段。动物也有不同的适应方式，如抗寒性、冬眠或具有抗干旱的皮肤结构等。

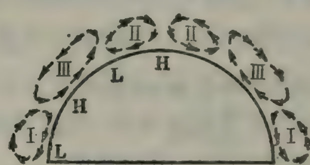


图11.10 北半球大气环流主要图式：
H.高压带 L.低压带
Ⅰ.热带信风环境 Ⅱ.极地环流 Ⅲ.中纬度环流

生物群落的命名大都用：（1）该群落中所包括的主要优势植物种类的名称；（2）优势生物种的主要生活型；（3）该群落所占有的栖息地。总之，以特性表达清楚为要，尚无严格的命名规则。一般常用显著而稳定的特征，简洁而意义明确的名称来表示，优势种的名称较少用动物优势种的名称，因为动物的活动性大，时令性明显，优势的时间性短，不足以反映稳定性。

1. 平面分布

生物在地表水平方向上的分布称之为平面分布。地球上各不同自然地带的生物群落大致可分10个陆生，1个淡水和3个海洋生物群落。

除了热量外，陆生生物群落分布的特点与年平均降雨量和年平均温度有着密切的关系(图11.11)。

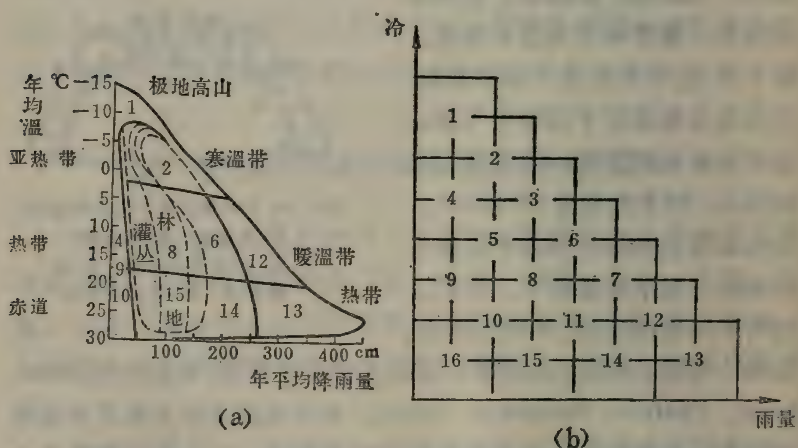


图11.11 生物群落分布与温度—雨量关系

a. 实测图 b. 示意图

1.苔原；2.寒带针叶林；3.北方针叶林；4.冷荒原；5.温带荒原草原；6.温带针叶林；7.温带落叶林；8.温带草原；9.暖荒漠；10.暖荒漠草原；11.开阔林地；12.亚热带常绿林；13.热带雨林；14.热带落叶林季雨林；15.热带稀树草原；16.热带丛林

以下生物群落按自然地带逐次分述：

极地 北极地带和北冰洋的浮冰，浮冰上偶见有白熊或附近岛屿上栖息着各种海鸟，形成很大的集群，有称之为“鸟市”的。南极大陆远隔重洋，孤立于南极圈之内，是地球上最冷的一个大陆。整个大陆几乎全部为冰雪覆盖，露岩地带十分稀少。生物极度贫瘠，只有苔藓及藻类，大陆沿海边缘和浮冰上有企鹅等动物。近年发现，在局部地区有“温暖的绿洲”，甚至还有不冻的湖泊，湖中有鱼类和其它水生动物，湖岸附近生长着低等植物。

苔原 北半球是指北极圈周围，森林线以北；南半球只在亚极带附近的岛屿上有苔原分布。在森林线上的高山地带，甚至在热带的高山上也有苔原。大都是比较一致的连绵成片的生物群落，单纯明显。冬季严寒漫长，气温到－57℃或更低；夏季凉而短促，气温约15℃，土表层可融化成水，在此有一层冰冻层（permafrost）多数地区覆盖冰雪及沼泽。这一带生物生长期很短，大都是耐寒性的生物，典型植物有地衣、苔藓、矮灌丛；典型动物有驯鹿、驼鹿、麝牛、雪兎、旅鼠、田鼠、雪鵐等。很多鸟类在夏季迁飞到此繁殖，以这里大量昆虫为食。还有很多猛禽兽如北极狐、狼、鹰、隼、雪鸮、白熊。

北寒带针叶林 横贯欧亚、北美、是极其广泛的一个带，北濒苔原，有明显的界线，南界则不明显，甚至在低纬度的高山也有。北寒带针叶林冬季长而冷，夏季短而暖、潮湿。冬季土壤可冻至2米深，有较厚的雪被覆盖，土温可维持在－7℃。树木大都是常绿针叶林，云杉、冷杉、松、落叶松，全年可进行光合作用。由于针状叶表层有蜡薄膜，可以抗干旱、强风和严寒。植物种类比较单纯，典型土壤是灰化土。由于冬季严寒、栖息地类型少，动物种类也不多。兽类有多种鹿类（鹿类大都在这种群落中）、松鼠、棕背鮃、田鼠等啮齿动物比较多。大多数是挖掘型的，能在雪被下生活。食肉类有狼、猞猁、狼獾、鼬类、貂类、棕熊、黑熊。鸟类有松鸡、榛鸡、黑啄木鸟、松鸦、星鸦、渡鸦等。还

有大量的夏候鸟来此繁殖。不少动物尚有季节性迁徙的习性。此外，由于针叶林果实的收成有周期性，也导致以此为食的有关动物种类的数量波动。

我国黑龙江大小兴安岭和新疆阿勒泰山区均有分布。

温带森林　北寒带针叶林群落是处于相对稳定的顶极状态，而温带森林带则很少是处于顶极状态的。有四个基本类型：(1)针叶落叶阔叶混交林，这是北温带大部分地区(欧洲、亚洲东部、北美东北部)的原初顶极群落；(2)针叶和常绿阔叶混交林，如南半球温带的智利、新西兰、澳大利亚的塔斯马尼亚、北非等地和北半球的地中海尚有存在；(3)落叶阔叶林，这是欧洲大部分地区和北亚、北美东部以及南半球的帕塔哥尼亚；(4)常绿阔叶林，广泛分布于北美南部、墨西哥东北、日本、中国的西部地区，南半球新西兰南岛的南端。这些地区夏季温暖，冬季寒冷气温可达零下，所以落叶，很多植物有地下的越冬器官。动物中有熊、狼、狐、獾、野猫、松鼠、花鼠；其它啮齿动物；野猪和鹿类等；鸟类相当丰富，如苍鹰、杜鹃、夜莺、啄木鸟、黄鹂等。

这一带人为的影响较大，大部分地区已开发为农田，所以原初的面貌所剩无几。在我国境内，其南界大致是西自白龙江，经秦岭，沿淮河流域以北的广大温带季风地区均属这一带。

亚热带森林和草地——农田带　有的学者将温带中的两种类型均归划在本带。亚热带森林在气候上有季节变化，植被主要有常绿阔叶林和硬叶常绿林。常绿阔叶林成分以樟科、山毛榉科、山茶科的常绿树种为主。但没有热带雨林的板根、老茎生花等现象，附生植物很少，而藤本植物尚多。在常绿阔叶林中，动物种类相当丰富，两栖类、爬行类、变温动物也很多，有些动物种类没有冬眠现象，在繁殖上保持明显的季节性。

美洲的佛罗里达、智利，非洲的加那利群岛、马德拉群岛，澳大利亚东部，以及亚洲印度、中南半岛山地，日本都有分布。硬叶常绿林主要分布于地中海沿岸、北美墨西哥北部、南美智利

中部，南非好望角，澳大利亚西南部都有，而亚洲则没有。

在我国境内常绿阔叶林分布很广，从台湾、广东、广西、云南北部和西藏东部向北直至江汉，长江沿岸大片地区均有。只是历年来开垦过甚，原始类型所剩无几。很多动植物区系的组成都已改观，形成了有许多与人伴随种的区系。

热带雨林 日照强，温度高，雨量充沛，年降雨量大于2000毫米，即使旱季每月至少120毫米，而雨季约占80%。这里有各种各样的植物，最多的为巴西，每平方公里内有300种树木。林木茂密，森林层次复杂，在顶极阶段的热带雨林中，下层林木较少，树冠极密，林底光照只有林冠的1%，所以只有很少耐荫植物能生存。只是在树冠有充足的光照，在这一层次中有茂盛的生命活动，有藤本植物、寄生植物。枯死的植物很快得到分解，林底只有少量的未腐烂植物，营养物质的周转极快。热带雨林是陆生生物群落生产力最高的群落，有丰富的食物源，所以动物种类组成也是最多的。有以种籽、果实、枝芽、花粉、昆虫等为食的各种鸟类，兽类中有不同类群的猴，狁狳、食蚁兽、食肉类、啮齿类、有适应于树栖的。尤其变温动物，如两栖类、爬行类、昆虫及其它无脊椎动物，由于全年环境条件波动幅度小，比较稳定，所以极为昌盛。

我国台湾省南部、海南岛东南部，广东，广西和云南的南部均属此类型。

赤道雨林带 赤道及其两侧地带是全球热量最丰富、水分充足。气温的日较差一般不超过5—6℃，年较差一般不超过2—3℃。最高气温一般不超过35—37℃，最低气温在20℃以上。全年平均相对湿度大于80%，月平均降水量至少在500毫米以上。水热状况结合较好，为生物生存和发展提供了极有利的环境。植被有大乔木龙脑香科、木质藤本有过江龙等，寄生植物有鸟巢蕨等等。由于植物种类多，果实丰富，食物充足，所以动物种类繁多，有大象、野牛、猿猴、蟒蛇等。

典型的赤道雨林见于南美亚马逊河流域，非洲刚果河流域；亚洲印度尼西亚，马来半岛南部，西印度群岛等地区。我国南海诸岛均属此带。

温带草原 其雨量间于荒漠和温带森林之间，夏季温暖，最热月平均气温 24—26℃，冬季寒冷，最冷月平均气温 −2°—−5℃或更低。年降水量 250—450 毫米，一般集中在夏季。有一个较长的旱季。温带草原类型很多，北美大草原（prairies），欧洲的草原（steppes），南美大草原，（pampas），和南非草原（veld），但其主要优势植物都是草本植物。土壤有较厚的腐植质，因处于曝落的状况，极易干燥。主要典型兽类为食草类，如北美的野牛，欧亚的羚羊、黄羊、野驴、南美的羊驼，澳洲的袋鼠，还有田鼠、黄鼠、旱獭、鼠兎、鼢鼠。草类的生长生物学特性也是适应动物自然摄食的结果。现在这区大都为人类养的家畜所替代。所以也引来了一系列的灾害。

北美洲大部，南美巴塔哥尼亚和澳大利亚的一部分。我国内蒙古东部的干草原属此地带。

热带草原或稀树草原 包括眞草原到稀树草原，主要分布在赤道雨林带两侧，到南、北回归线之间。气候很暖，气温高，年较差、日较差比赤道带大，年降雨量可达1500毫米。旱季较长，可达半年之久。植被大都是耐旱植物，草木植物比温带草原的长得高，有的可达 3.5 米。也有一些耐旱生树木，最典型的即金合欢属的植物，即产阿拉伯树胶的刺槐。主要的优势动物为大型食草兽，羚羊、斑羚、长颈鹿、斑马，也有一些营地下生活的挖掘型动物。大型食肉类，则有狮、鬣狗、猎豹等。

大都分布于南美中部、非洲中部、澳大利亚西北部以及印度的大部分地区。

荒漠 热带、亚热带以及温带大陆内部有的处于亚热带高压下沉气流带，有的处于大陆中心，极其干旱的地区。每年降雨量少于 250 毫米或略高些，但很快就蒸发了。荒漠又可分为暖沙漠

(hot deserts) 如萨哈拉，白日有很高的气温（达50℃以上），而夜间可降低到20°，尤如温暖的冬季。寒沙漠（cold deserts）如戈壁滩，具有长而寒冷的冬季。典型荒漠是大面积的裸岩或沙，植被很少。荒漠地带植物对于耐旱性的适应有多种方式，有的是抗旱种籽，或小而厚实的叶子，如仙人掌之类的植物。荒漠地区的动物大都是小而容易隐藏的，或能挖掘深入沙土，有如沙鼠、跳鼠、黄鼠、鹅喉羚。鸟类有角百灵，凤头百灵，沙鹏、漠鹏。很多是夜营性的，排泄物很少水份。昆虫与爬行类也都有防水的皮肤，分泌很少，尿如结晶。由于人类在草原边缘放牧量过大，而破坏植被，引起扩大沙化。

荒漠占陆地面积60%，世界最大的北非洲撒哈拉大沙漠面积大达 777 万平方公里，亚洲中部的荒漠面积大约有 220 万平方公里，而其中有48%在我国境內西北部，自內蒙古西部至新疆的荒漠。半荒漠带包括青藏高原的柴达木盆地和各小山麓地带。

淡水生物群落　不如陆地、海洋群落相对自主。它们从陆地上取得营养物质，随河流流域冲刷而下，有机物质全部消失。所以不如海洋营养丰富，也不如陆地和海洋群落的生产力高，而且比海洋与陆地多变。河流的生物群落有递变的规律，池塘到湖泊，江河变化极大。大湖和缓流河流中的优势种主要是浮游植物或浮生植物。很多动物局限于淡水栖息环境生活，要在淡水水域中饮水。很多鸟类也只适应于淡水生活。在大湖泊中动物群落则有浮游、自游、底栖各种类型，大的湖泊湖岸还可以分生物群落的亚群落结构如沙岸、泥岸、沼泽等。沼泽可谓是多种群落，海洋与淡水，海岸、陆地与河口，淡水与陆地等之间的过渡带，有复杂的结构和较高的生产力，有多种多样的动植物生活。当前淡水水域遭受人类污染的严重影响，如有毒的工业废物、洗涤剂及大量的污水等排放到河流和湖泊中，致使生物大量死亡，而只保留了少数具忍性的生物。

海洋生物群落　陆地只占地球表面的29%，其余均为海洋，

一般深为3900米。在海洋很难区分每个区域的生物群落，因为海洋环境的一致性和栖息分布容易流动。在陆地上，不同纬度有不同的生活型，而在海洋中生活型是随深度而变异更为明显。如深海动物的生活型能适应于强压和黑暗。水有特定的热能性，与岩石、土壤不同，既不能达到象热带雨林或热荒漠的高温，也不会象冻原和北寒带森林带的寒冷。表温很少超过30℃，也很少降低到0℃以下。海洋有机体能取得足够的水，但是光则成为限制因子。浮游植物局限于上部透光层（上层200米左右），在500米以下则无光。水表面大气中的氧与二氧化碳十分充足，经常与水体交换，压力则是又一个重要的限制因子。海水的营养物质靠深水底流把营养物质带到上层，而表层水又下降，只有很少的海域的营养物质消耗殆尽，已成为海洋中的荒漠，几乎无生产力。

根据以上的特点，海洋生物群落可以分为三种生物群落：（1）大洋生物群落　不受海岸影响的开阔洋面的生物群落，由三者组成：浮游生物亚群落（Planktonic sub-biome），自游生物亚群落（Nektonic sub-biome）和底栖生物亚群落（Benthic sub-biome）；（2）岩石海岸生物群落　大都是附着基底的地栖生物；（3）泥沙岸生物群落　附着于不稳固基底的生物群落。

2. 垂直分布

陆地除了有增热和冷却效应外，随陆地高度而温度也有变化，一般说海拔每升高100公尺，气温要下降0.6℃（升高180公尺约差1℃）。山地随海拔高度增高，气温迅速下降。山地温度还受到坡向的影响，东北半球通常南坡气温高于北坡，西坡高于东坡。同样水分状况将随高度的增加而变化。在对流层范围内，大气水分状况，降水数量通常也随高度的增高而增多。生物和土壤受气候的影响明显，随同气候垂直分带而相应地也有垂直分布规律。这种现象称之谓生物的垂直分布带。

如果某一山地位于赤道带，海拔高度超过常年积雪不化的高

度，这个山区的垂直气候带将如同自赤道到两极之间所出现的水平自然带一样。山地垂直带的情况与山地所处的水平地带的位置（基带）及自身海拔高度有密切关系（图11.12）。所以低纬度或热带的高山上部的气温就与其寒冷地区相近。但是高山的其它环境因子并不是完全和高纬度寒带一样，如低纬度高山上昼夜的季节变化和太阳辐射的强度等等与寒带绝然不同。还有湿度大，

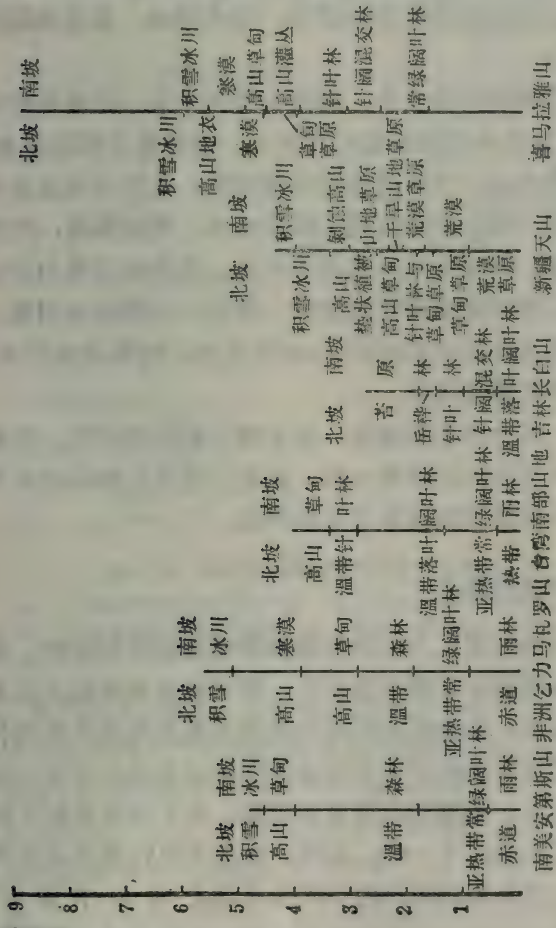


图11.12 不同山地的植被垂直分布

阴雨多，地形复杂等其它因子影响，所以，高山的生物群的垂直分带，随着热能的分布，也有水平分布的特点·但又非完全反映地球表面水平面分带的情况。

有的山地也属例外，如我国新疆天山位于温带大陆内部干旱与半干旱地带，所以天山的南坡基带是温带荒漠，而北坡为荒漠草原，随着高度的增高，水分条件转好，又出现山地草原带，北坡还受北冰洋大西洋暖流的影响，降水稍多，甚至出现针叶林带（图11.12）。

喜马拉雅山的垂直带，南坡明显而复杂，北坡比较简单（图11.12），这是由于南坡相对高差大，接受来自印度洋的丰富水汽，雨季降水多，气候的垂直分带明显；北坡相对高度小，基带是青藏高原，又处于背风坡，降水稀少，气候寒冷，气候的垂直分带不明显。南坡出现一系列森林带，直到积雪冰川带；北坡则呈现高寒环境下形成的草甸草原，寒漠，与积雪冰川带。南坡积雪冰川带的高度反比北坡要低300米左右，这和南坡降水丰富，北坡降水稀少有密切关系。

水体，不论淡水和海洋，随水温、光线的变化，有垂直分带的现象，只是比陆地简单一些。此外，海洋生物以动物为主，活动性强，所以层带性现象不十分严格。

3. 形成的历史

已知生物的进化与自然环境的形成是相辅相成的。若没有高等植物的出现就不可能有森林带。现在地表大陆的形成是地壳运动发展的结果，地表的自然综合体与其基底的变化密切相关，现在的生物群落的演化与地壳运动的发展结果也分不开。地壳运动是连续不断地、长期而缓慢地进行的。在不同区域和不同时期内运动的性质和强度不一样，在同一地区不同时期内可出现不同的运动形式，或是不同时期内不同地区里表现为不同形式（图11.13）。地壳运动有水平的和垂直的。垂直运动为大范围内长期

缓慢的隆起和下降、下沉，又称升降运动、造山运动或振荡运动。水平运动使岩石被挤压变形。大致平行于地球表面的运动又称造陆运动或褶皺运动。两种运动都能使岩石发生断裂，在空间

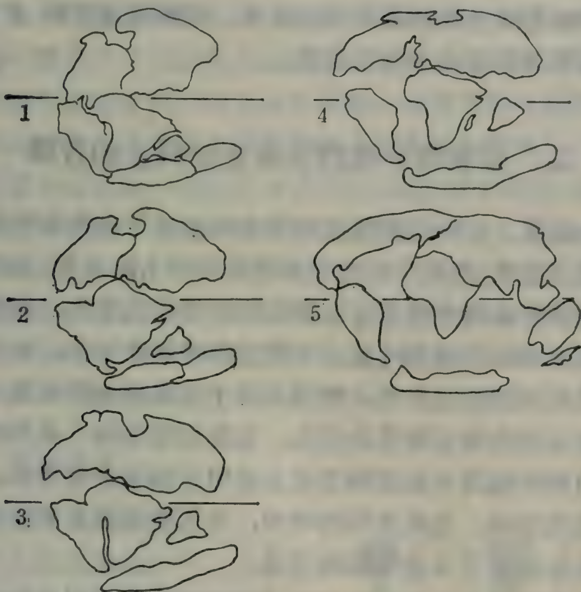


图11.13 据大陆漂移说的大陆变移示意图

1．二迭纪约225百万年前；2．晚三迭纪约180百万年前；
3．晚侏罗纪约135百万年前；4．晚白垩纪约65百万年前；
5．现代

或时间上密切联系，特别第三纪以来的新构造运动，与现代生物群落的发展及其生物生产力的形成是有密切联系的。对于地壳运动的学说很多，有德国魏格纳1912年的大陆漂移说，六十年代美国赫斯和迪茨的海底扩张说，美国勒比雄的板块构造说，还有地槽——地台说和我国李四光提出的地质力学说。由于地壳运动的历史、性质、方向和强度都存在着区域性和时间上的差异性。现代的生物群落的演化是与地壳运动的发展结果分不开的。同时地球

演化过程中，气候也有明显的波动。很多生物群落结构的组成成分及其空间分布范围都足以说明它们是自然运动的变迁结果，如大西洋动、植物区系比太平洋的年青，马达加斯加的动、植物同埃塞俄比亚的相似，新西兰和澳洲的生物群落有它们的独特性，而澳洲和南美洲之间的属第三纪的动、植物组成有颇多的相似性，都说明演化形成中的相关性。

三、生物与环境的关系在时间上的反映

诚如前述，生物适应随着地球表面能源与自然环境物质条件分布配置而变化，形成了生物与环境在空间上的关系。自然环境中有一些自然因素的变化是沒有明显的时间性的变化，而很多自然因素随着地球的运动在时间上有明显的时间性变化，而且常常是有节律性和周期性的变化，特别是由于生命活动的能源一太阳能和光照的周期性和节律性的变化，它能引起生物一系列时间上的变化。自然环境因子在时间变化上最明显的是昼夜变化，白昼不仅是热能的增强，也是光照的增加，空气对流湿度相应增加，随之局部地区形成了风向风速的变化。

在自然环境中有机体的行为是对于外界环境因子随时间变化而产生的刺激反应，它是外界环境和内在机体状况的混合反应和有节律性的变动。对有机体个体的活动或运动产生节律性变化，对有机体生存所在的群落整体也形成有规律的节律性的重现，这就形成群落的周期性。

这些周期性可以分若干类型：

1.昼夜节律　波动节律与地球24小时的昼夜运动相联系的各种节律性的进程，如代谢、内分泌、睡眠等。

2.月运节律　有很多海洋生物的活动与涨退潮相联系，称之为潮汐节律或月运节律。

3.季节节律　由于自然因子的季节变化所引起的直接或间接

的很多种群组成及其活动的周期性。

以上这些称为外源节律（exogenious rhythms）。

4.内源节律（endogenious rhythms）与外源节律不同，不是由外源因子所调节而形成的同步行为。

这些在一定时期内的节律，从单细胞到高等植物、动物可以在稳定的环境条件下用实验方法证实。这种与外界环境周期变化同步的内源行为和机能，称之为生物种。当然这种节律性的机制是完全内源性的，还是由于受地球的各种影响如静电场、电磁场，或地磁场等变化引起，随时间而调节的，还有待于研究。这种周期变化，不仅可以是昼夜的，也可以是几周的，或几月的，甚至是年间的。研究生物整个生活史中行为活动及其与自然环境之间调节的关系，就是生态生活史的研究。它首先分析生物在环境条件下生存所需要的行为调节，如繁殖行为，幼体行为的发展形成和生理调节。一个物种与环境相关的行为称之为习态（mores）。

1. 昼夜节律

在光线作用的影响下生物产生昼夜活动，其中反应最明显的莫过于浮游动物的昼夜垂直迁移（图11.14）。它们在夜间比较集中到水表面，白昼则下降到相当的深度，这种受光照的垂直迁移有时可达60米深。有的种类虽受影响，但不是全部而只是其中相当多的一部分。这种现象过去认为动物本性是逆地性的，在白天这种趋向是为逆光性所压抑，而只有在夜间才比较明显。

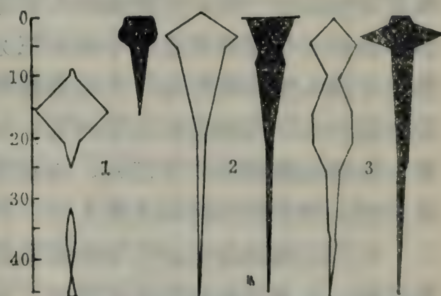


图11.14 三种桡足类昼（白色柱体）夜（黑色）垂直活动
1.*Epischura lacustris*，2.*Diaptomus minutus*，3.*Cyclops species*。

但是，可能是浮游动物主动调节择取最适光强，避免过强光或过弱光。有的桡足类中的双足类（*Nototropis*）能4天或更长时间持续在黑暗中。而在海洋中，这种日照引起昼夜垂直迁移可能是由于有机体对深层的散放层（scattering layer）位置的变移的反应。

动、植物与外界条件的昼夜变化相适应，在一天某一时间內完成一定的活动，一定的时间对于特定的活动才是适宜的。

植物在白天有强度的光合作用，而夜间则具有强烈的异化作用。通常植物夜间的最适溫度低于白天，才能获得正常的发育，如番茄豌豆，花生和大豆等作物，生长最快的时间就是处于光期和暗期相等的24小时光暗周期时间內。

生物，特别是动物，按昼夜活动的特性可分为日间活动的昼行性（diurnal），黃昏和晨曦活动的晨昏性（drepuscular），黑夜活动的夜行性（nocturnal）和不规则活动的无节律性（arhythmic）。在所栖居的栖息地小环境中溫度、光照变化都不起作用的情况下，大都是无节律性的动物，如穴居虾、树据甲虫、鼹鼠、鼩鼱。蚂蚁等都属这一类。土壤动物大都也是无节律性的。在溫带落叶闊叶林和热带雨林的兽类中约有三分之二的种类具有夜行性。鸟类除了猫头鹰是夜行性，夜鸢是晨昏性外，大都是昼行性的。大部分爬行类、两栖类都是夜行性，而有些蛙和蜥蜴则是昼行性。夜行性的大都在前半夜活动，而在曙晨时有第二次活动。昼行性的动物大部分活动时期是在上午，在黃昏前有第二次活动。

夜行性的动物集群性和社群性的比昼行性的多。为了调节夜间活动，发展了晚间的发光器官，有的还有红外感光视觉，增加了眼睛结构的变化。兽类还发展了嗅觉、增强了声音，特别是蝙蝠。蝙蝠还有一个声导系统，具有定向作用（echolocation），发出高频超声波，收集反射回来的声波。有些种类发展色觉，特别是昼行性的昆虫、鱼、两栖、爬行、鸟和兽类，而夜行性的由于缺少光线而不能分辨颜色，所以水生动物的身体颜色就趋于白黑两

色，或中间型。夜行性动物为了免遭昼行性动物的扑食，虽然有不少夜行性扑食动物种类，但是夜间的扑猎压力显然比白昼要小。

昼夜活动的分化也是由于利用时间上的适应来迴避空间上（相似的食性、隐蔽地等）的竞争而形成的。如蝶、蛾十分相似，蝶类大都是昼行性的，而蛾类则发展为夜行性的。森林群落中的白足鼠（Peromyscus）和松田鼠（Pitymys）的活动时间和间息时间，都有规律性的相间，然而白足鼠是绝对的夜行性，而松田鼠则是不分白昼、夜间的活动，而活动和休息两者之间有规律地相隔。还有很多动物由于利用湿润的皮肤呼吸，所以适应为夜间活动，可减少机体水分的蒸发量。

（2）季节节律

潮汐是随着月日位移的引力，有周期性的变化，特别对于海岸，与海相通的河流、运河、渠道中水域周期性变化的影响十分明显。潮汐运动一般为12.5小时。在两次大潮之间，有一次低潮，两者对立而又相互影响，两次大潮相隔约为14天。如在美国加利福尼亚海岸有一种小鱼（胡瓜鱼 *Laurestes tenuis*）的繁殖周期，就是和长周期的潮汛节律有关系。

很多海洋沿岸带动物，如珊瑚、各种软体动物、海洋多孔类的繁殖都是与月运周期有关。环节动物中与月运周期的关系就有两种类型，一种是夏季持续繁殖，但在每次月运周期就有两次数量高峰。又如沙蚯 *Nereis limbata* 平时是长形穴居的蠕虫状体型，到繁殖期就变成小而善于游泳的体型。每次性周期开始于全月前，逐夜增长，望月时为高峰，到月亮只有四分之三时降到最低，后又开始逐渐增长，周而复始，一个夏季约有4次。

另一种类型是每年一次繁殖周期，也与月运周期的各个阶段有联系。栖居在珊瑚里的 *Leodice fucata* 在六月下旬到七月，在月亮只有四分之三时非常多，而到四分之一时则就减少。产卵时受环境因子水激流和月亮有直接联系，但是内在生理的节律和

环境影响两者之间的因果关系还是很不清楚的。一般说光照增大，加速产卵，月照减少，产卵滞缓。若仅仅是光照为主要影响，则应该在全月时达到最高峰，而后减低。但是如前所述，两次最高峰是在月圆前的四分之一和后四分之一时出现的，所以就不只是增量的问题，还有一个因素就是月光光照期的变换率，恰好是在前1/4和后1/4月圆时。

潮汐变幅的季节变化及其对海洋沿海生物群落的影响，不如季节变化对陆栖生物影响大。在地球表面，各种不同地带的季节变化特点是不同的，热带季节变化大部分为雨季的影响，高纬度则温度影响大，中间地带如地中海会出现冬雨而夏旱。有些地方季节变化并不受四季时令的影响。赤道以南，巴西的里约热内卢的林地草原，甚至出现一年六个季节，确切的划分，只能用生物群落所属地理位置和自然条件，按种类指数而划分时节。

季节的周期性更为普遍，在全年中可导致群落的完全改观。影响海洋群落季节周期变化的因子主要是温度和盐度，影响温带陆地群落季节变化的主要因子是温度和光照期。在热带雨林很少有季节变化，不论昼夜长短、温度湿度几乎全部一致，所以生物与环境的关系在季节变化上差异很小，不论种类和种群大小等大致是稳定的。而在热带的其它地区则有干季和雨季之分，由于植被的改变，食物的供应等全年都有变化。在温带和北极区则昼夜、温度等的季节变化更大（图11.15）。

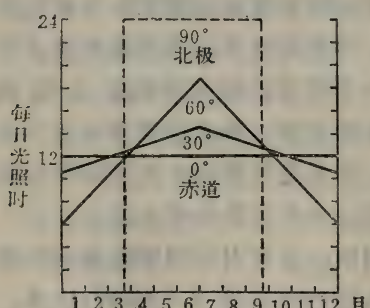


图11.15　北半球不同纬度每日光照时的月变化

与气候的季节变化相关的，生物的反映有能量的平衡、代谢的调节、繁殖期的调整、食性的变化、迁徙、冬眠等种种的适应。白昼长度即光照期对生物有极要重

的影响。鸟类随着白昼时期光照期的增长而刺激其生殖腺的发育，在春季和夏初繁殖。蚜虫(*Aphis forbesi*)有性个体的出现和产卵都限于秋季，但仅靠缩短日照即便在春季也可以进行。秋季延长日照会引起花楸蚜 *Aphis sorbi* 迁移，而正常时是在春季发生的。光周期还能控制和诱导昆虫的滞育和终止。秋季延长每天的日照期，可以诱导冬鵐 *Junco hyemalis*，短吻鹿 *Cervus brochyrhychos* 和金丝雀 *Serinus canaricum* 生殖腺的扩大，并激发它们向北方迁徙，而这些现象平常限于春季。光周期性同样也影响到兽类、鱼类、昆虫、植物等的发育繁殖的调控、兽毛鸟羽的脱换、以至毛色的变化如银鼬、雪兔等。这些不仅是自然界的观察，而且实验也都证明了光周期可以影响动、植物生长和发育的各种不同过程。所谓影响调控，有的是增长光照期而产生刺激，有的则是缩短光照期而产生刺激。阔叶落叶林的叶子季节性变化差异，不仅是植物本身对环境季节变化的反映，而且也影响到动物的季节变化。树叶生长脱落影响到林地的光照、小气候、荫蔽地、食物等都与动物生活有关。

温带落叶林带季节变化最为明显，一般说可以有六个生态季节：

①寒冬相 (hiemal aspect) 11月中到3月初，落叶树树叶脱落，草本植物枯萎，无脊椎动物，两栖类、爬行类和有些兽类动物处于冬眠或休眠状态，这时期只有长期的栖居者和冬候鸟。

②早春相 (prevernal aspect) 3月中到4月中，花初现，动物出蛰，鸟类开始早期迁飞和繁殖活动。

③晚春相 (vernal aspect) 4月下旬到5月落叶树树叶萌芽，早花耐荫种花期开始，鸟类迁飞达到高潮。

④初夏相 (aestival aspect) 6月初到7月植被生长达到最高，动物繁殖活动也达到高峰。

⑤仲夏相 (serotinal aspect) 8月初到9月中，植物生长缓慢，很多地面植物开花结果，果实开始成熟，鸟类开始换羽，

无脊椎动物和有些兽类还在春情期，昆虫数量达到最高峰。

⑥秋相（autumnal aspect） 9月末到11月初，落叶树的树叶变色并开始脱落，秋花展现，昆虫数量下降，很多动物开始进入冬眠或休眠，鸟类开始南迁。

每个相的时间不能绝然划分，即使在同一地区，季节相的起始终结的日期也有变化。

生物群落的周期性是各个种的周期性的结果，这就产生了具有复杂的活动和行为。所以要了解群落的周期性，必须要很好地认识不同种的周期性，很多周期性还是生物与环境关系在时间上的匹配和同步的结果。研究生物和环境条件、季节性周期变化规律之间的相互关系，或简言之，研究生命现象的季节时序规律的领域即谓之物候学（phenology）。据根生命活动现象与自然环境条件之间序律关系的物候数据，可编制物候历（自然历）和物候图表。利用不同年代，不同地点的生命活动出现的序律，加以比较分析，就可以反映出环境条件变化的趋势（表1）。

表1. 日本京都各世纪樱花开花平均日期表

世纪	平均花期
九	4月11日
十	4 12
十一	4 18
十二	4 24
十三	4 15
十四	4 18
十五	4 13
十六	4 18
十七	4 12
十八	—
十九	4 12
1917—53	4 14

虽然在此着重介绍自然环境因子在时间上的变化对生物的影响，但是这种时间上的变化与空间上的变化也是密切相关的。生命活动受当地气候的季节影响，气候的季节影响又受地区所在的纬度、经度、高度三方面的影响。以北美温带为例，在其它因素相同的条件下，则

每向北移动纬度1度，向东移动经度5度或上升122米（400英尺），在春天和初夏植物的阶段发育将延缓4天，在秋天则相反，即向北1度向东5度，上升122米，则要提早4天。这也称为霍普金定律（H.D.Hopkins）。据据这一个定律，把实际物候现象的记录数据，连绘一线，即称为等候线。等候线可预示农作物播种、收获时期，预测引进的外来种农作物对于本地的适宜性，甚至还可用于防治病虫害。我国广东潮汕地区，过去螟虫严重地危害水稻，后来利用物候图，在自然环境条件允许的范围内，把水稻提早下种，等螟虫大量出现时，稻子已可收割，这样就避免了螟害。美国危害小麦的海兴蝇极为猖獗，他们利用了物候图表，产在条件允许的情况下，把小麦播种期延迟，避免了虫害，增加了产量。

（3）长周期节律

早在1925年曾统计过50多种物种的周期变化，其周期有的是几天，长的可达两个世纪。其中尙有7个月、8个月……45个月，68个月等等不同。曾记录过，以5、7年、23年、50年等为一周期的，常常与太阳斑数量的活动周期性变化或太阳磁场变化周期的约数相吻。一般说，赤道带太阳斑11年左右为一周期的观点较受注意，但其根本原因并不清楚。这种周期当太阳斑数量少时，太阳辐射能弱一些，若太阳斑达到100时，则辐射达到最大。其它自然条件若是保持恒定，辐射强度每增加1%，地球表面平均温度就要升高0.75℃。所以说太阳辐射与气候的关系是很明显的，尤其是周期性的影响。

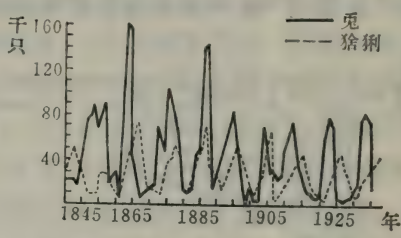


图11.16 加拿大雪兔与猞猁的数量变动

与这些有关的生命周期表现最明显的是旅鼠数量每3—4年波动一次，猞猁和野兔十年左右波动一次，相互逐递变动（图11.16）。

（4）演替

由上所述，可知生物群落与其赖以生存的环境共同发育，经过一定时间，最终达到一个与环境相对稳定的阶段。至此在群落结构组成上幷沒有更多的变化，达到动态平衡、相对稳定的状态，涉及的这个发育过程即谓之演替（succession），所达到的该阶段，称之为顶极（climax）。发育过程中不同时间的各阶段称之为演替系列（series）或称演替阶段（serial stages）。演替进程决定于不同的起点。引起群落演替的原因很多，有自然地理的，如山受酸蚀而成平原，河流堵塞而成沼泽或平地，地表上升而成山岳。也有生物学的，如池塘湖泊水生群落，经过一系列的淤积，沼泽泄水作用，加之腐植质积累成陆地，生长为草甸群落等等，最后变为陆地群落，或进而成为乔灌木，组成森林群落。水底的沙质转变为淤泥、沉水植物、挺水植物，水生生物的有机物质腐化，水生植物繁殖，岸边植物向水面延伸侵入，逐渐进入老年化，变为沼泽。但有一些共同性的特点，即是从极端的条件递变为适度的或趋于稳定的条件。顶极群落阶段的特点也可以相应反映在气候条件的范畴上，如世界主要生物群落的气象图，表示了每一类生物群落所分布的空间范围内特定的气候特征（图11.17）。当然与土壤类型也是有密切关系的。由于枯枝落叶的增加，土壤中有机质也随着而增加，具有保持湿度的特点，所以土壤也增加了力量，足以滞留如钙、钾等更多营养物

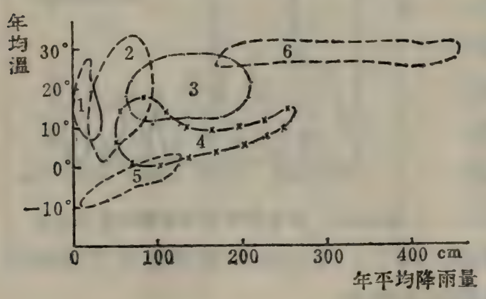


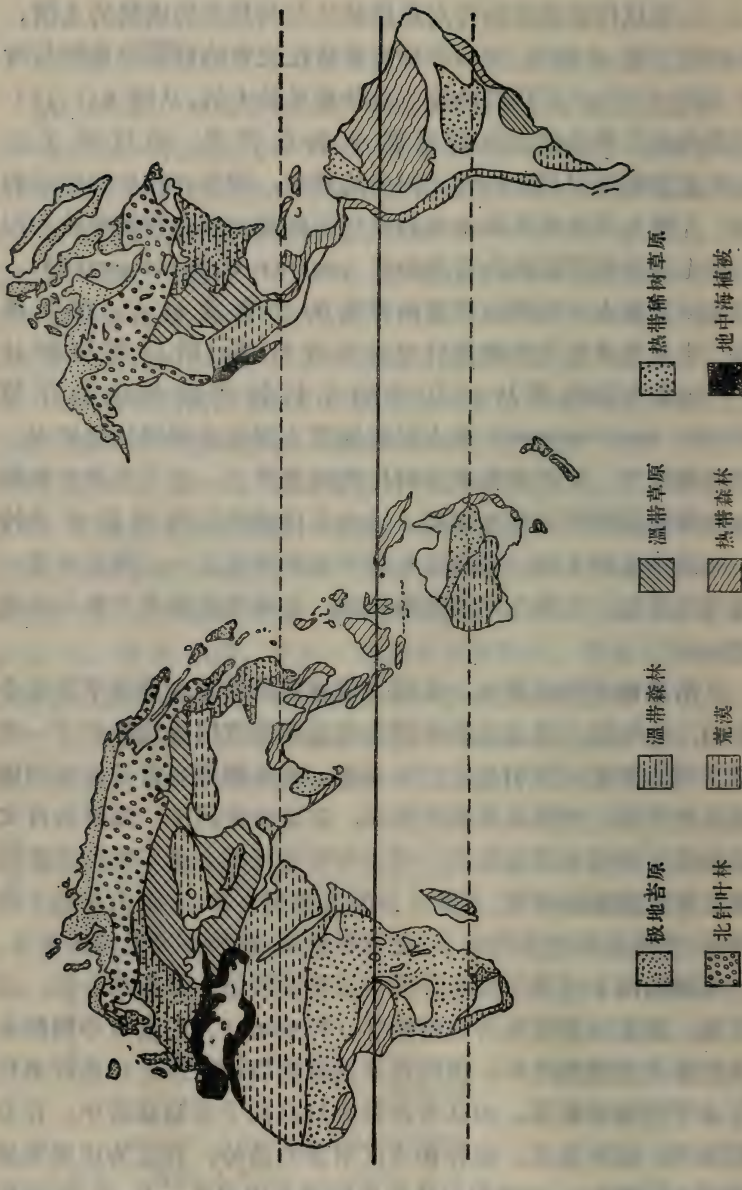
图11.17 世界主要生物群落的气象图

1.荒漠；2.草原；3.落叶林；4.针叶林，5.极地与高山苔原；6.热带森林

质。总之，足以代表群落的特点是植被及与其相关的成熟的土壤。有机物质总量，生物量，和物种种类数量在发育的群落中也都是增加的（图11.17）。在顶极阶段，生物量是最大的。从图（11.18）可以看到各自然地带生物群落的生物生产量，也反映了生物摄取能源的情况以及转化太阳能的效率，即是各种生物群落的功能。几乎大部分有机体能源的供应基础是由绿色植物吸收太阳能，经光合作用所形成的富能物质（energy-rich compound），所以生物量愈大，往往该群落的种类的丰富度也大。在顶极阶段，也是更多的无机物质转变成为有机体，所以在演替过程中，也是营养物质从栖息地的无机物质或非生物环境（abiotic environment）最大限度地进入到生命物质的组成中。在这种条件下，使营养物质不再任其随意渗出，也不至使生物群落的营养物质渊源无为地衰竭。这也是顶极阶段相对稳定的特点，而且不是静止的。这也是生态平衡的特点之一。所以从这一点也可以看出，生物与环境的整体性，生命现象就是生物与环境的统一。

之所以称为相对稳定，是因为很多自然因子本身就不是完全稳定的，如气候，很多生物种群在其忍受度范围的边缘对于一些难于预测的变化，会引起它们波动的。顶极群落也常常遭受到偶然的自然灾害，会毁坏顶极的组成，在这种情况下，演替会再次激动和恢复遭受灾害的损坏。所以有时会出现各种不同发育阶段或恢复阶段相嵌的情况。当然人为的影响则不然，有时会将整个群落消灭，甚至连环境都改变了，更难于恢复，成为不可逆转的演变。

不同的两个或两个以上群落之间有过渡带，或称结合区，或紧张带。这里的群落称为交错群落（Ecotone）。它具有不同群落组成的混合交错的结构；提供更多适宜的物质条件，这里种类往往要多于两侧的群落，而且有些种类只存在于交错群落中。在交错群落中，这种种类、变异和密度增多的趋势，称之为边缘效应（edge effeet）。这在利用自然生物群落中也是一个有实际应



(a)



(b)

800以上克/平方米/年　400—800克/平方米/年　100—400克/平方米/年　0—100克/平方米/年

图11.18　世界主要陆生生物群落及植物生物生产量（干物质——碳）分布示意图

用意义的概念。正确掌握群落演替的规律，才有可能加速群落演替同时保持自然群落的相对稳定性，才有可能合理利用自然和自然资源。

在地质历史时期中，影响生物的因子还有更长的发育、演替等周期波动。了解过去群落和自然环境因子，特别是气候间的关系，对于认识现代生物群落是十分重要的。以生态学的概念和方法为基础，研究过去生物群落或者更广泛的研究过去地球大气圈与生物圈的演变过程，即为古生态学（Paleoecology, Stanley Cain 1949）。研究不同地质时期化石生态学，用以推论现今有关种的情况，进一步了解古生物群落的本质，优势种、气候、自然条件以及群落的变化趋势。有些事实是可以推断的，但是时间难以断定。现代用放射性定时法，利用放射性物质的半衰期来计算年代，残存于化石上的同位素量称之为地质时钟。

大气中有相对稳定量的 C^{14}，并结合到二氧化碳里，植物吸收后，积聚于植物的组织里，随植物性食物进入动物体内。C^{14} 的半衰期为5500年，所以化石中的 C^{14} 的含量可以作为计时的时钟。尤其是对生态学家来说，对更新世晚期冰期后约1—1.2万年以来的生物群落演替，则用 C^{14} 是很理想的计时元素。

一般说，大部分地质时代，地壳稳定，陆地面海拔尚低，湿润温和，海洋较广阔，北冰洋冬季不结冻，降雨较少，水面温度高，空气湿度也高。早期的荒漠也是比较湿润的，只是后来陆地上升，荒漠地区才干旱的。北纬55—60度以上南北冰洋经受到温暖冬季，降水量也较少，由于大部分水表面温度较高，空气湿度尚高。酸性红壤和盐分的沉析两者结合而有干旱的现象，所以广大的内陆具有荒漠的特点。高度干旱的现代的荒漠似乎是与陆地升高有关。

古地球上大部分地区的条件，似乎象现在的低地，海岸有森林，内地是热带草原，在北纬55—60度以上，气候带很明显。南北冰洋曾经历温湿的冬季。从正常的地质气候转变为冰期是对极

地冰盖形成起到重要作用。现在地球若是比一般气候升高 1℃，则夏季北极冰山就不稳定。如果长此以往，则北极的冰可能消除。有人（Brooks）曾计算过，若是北纬50度的临界温度相差3℃，就是冰期和非冰期的区别了（图11.19）。较长的地质年代有几次主要的冰河作用，造成冰河期，更新世冰期对现代的生态特征有直接的重要影响。西伯利亚缺乏第四纪大陆冰川的发展，而阿拉斯加则很多，这种现象不仅影响到当时生物群落的空间分布，而且直接影响到现代的生物群落的分布。最后的冰川大约有四、五次，最后一次冰川是从低纬度中部退却以来大约有3—4万年。北美、欧洲、北半球的气候就没有现出稳定而趋于改善。这都是根据纹泥、树轮、泥炭、高山林线的位置的变迁、花粉等的记录重新重原而推算的，利用多种资料来研究最后一次冰期气候变迁史，而得出了勃莱特-斯克尔曼德假设（Blytt-Scrmander），即3—4万年前冰川退却后，一直到公元前12000年前气候比较稳定。这为亚北极期（Subarctic period）约有4000年，到公元前8000年时，冰川退却到足以使海水进入淡水的波罗的湖，而后进入一个温暖的北方期（Boreal period），其特点就是在波罗的海地区出现一个明显优势的双壳类软体动物 *Yoldia arctica*，而这种动物现在已成为海洋动物，同时森林线向北移动。约在公元前5000年时，才出现形成现在波罗的海所具有的暖水动物这系，这时期称之为滨蜗期（Litorina period），是因为当时在此出现有这一属的蜗类。

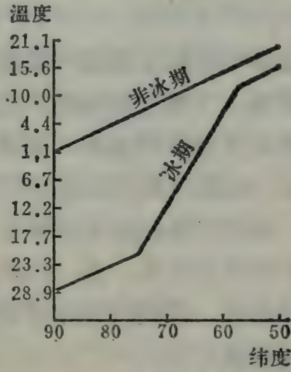


图11.19 冰期与非冰期的温度差异

公元前3000年时，也称为大西洋时期（Atlantic period）气

候温暖而湿润，欧洲、北美山区的冰川基本全部消失，这是冰期退却后改善的顶极。此后一直到公元前1000年出现干旱北方期，后来中间也出现过亚湿润大西洋期，约在公元前850—300年之间。

虽然气候的小波动一直在继续，但从公元一世纪到第四世纪的后半期，气候是湿润的。五世纪干旱。七世纪既干旱又湿润。第九世纪开始欧洲多雨，而尼罗河水流一直很低，一直到公元后1000年，欧洲又回复到暖而干旱。克陵兰在公元984年开始有人定居，而到15世纪初又放弃了，因那时就比现在还湿润。欧洲十三、十四世纪是冷、湿，出现小冰川，伸展较快，一直延继到十七世纪中叶。直到1770年才开始退缩，到上世纪中叶才退到十六世纪的位置。

欧洲和北美大致相仿，而全世界各地气候的变动情况不同。总之，从这种长期的变动中，可以归纳出两点，现在我们认为是正常的气候，若从地质历史时期来看不一定是正常的时期。地质历史的世界性气候型远远不是现在的这种狭隘性的气候型，同时根据前者推论，现在气候作用是不太稳定的，所以，在这时期生物群落的组成和分布范围也会相应的有较大的变动。

四、生物与环境的关系在功能与数量上的反映

物质循环与能源

生物界与整个环境的相互关系在功能上的反映，最基本的是自然界的物质和能源的流动，也就是生物与环境之间相互作用，形成一通的系统过程，这个过程可称为生态学流程。生态学流程包括相互作用的有机体摄取、改变或转递自然的能源和物质，并借以生存，呈现生命活动。自然界的能源是太阳，而又只有经过光合作用的过程，生物才能利用太阳的光子结成化学能源，化学能源与热能相继在生物和非生物之间流动，通过这样的关系构成

一个系统，形成一个功能单位，在特定的空间即谓生态系（生态系统，ecosystem）。能源在通过生物的过程中成为熵而消失，物质转入环境中成为可以再利用的物质。物质和能源在功能上两者是整体，密切结合，能是积蓄在化学键中的。生物通过呼吸做生物功而释放键能（bond energy）。有关的化合物降解，物质（化学成分）又释放到环境中。物质是可以重新利用的，所以称之为循环，即所有有机体原生质的各种主要组成化学元素，在生物圈内周而复始地循环，从环境到有机体，又返回到环境中，这种流程的循环又称之为生物地体化学循环（Biogeochemical cycling）。

生态学流程不只是一个对生物世界认识的概念，而是具有更重要的意义，它提供了度量生物界能源生产和流程的基础，成为研究生物彼此之间关系的基本框架，并可以进一步深刻地分析自然，将生物界与整个地球上的自然现象联系起来。

已知自然界的元素，其中至少有30—40种元素能为有生命的生物体所摄取，在大多数有机分子中大量存在的主要元素是碳、氢、氧和氮，还有一些是少量或微量存在的。虽然各种元素都遵循循环的流程，但有些元素的循环比其它元素则更为必须。这些元素回到环境中的速度尤如它从环境中摄取出的速度一样快，即使偶然会发生短缺达到临界点，即短缺临界点（critical shortage），则也是很少，很局部的现象。在目前的生物圈内，由于不同生态系基本功能的运行是按正常流程进行，所以尚未出现各种元素分布有根本性改变的现象。人类对于元素的需求则属例外，人类机体除需要约40种主要元素外，而其生活、生产所需要的元素和合成物质，几乎涉及已知的所有元素，而且加速或改变了所有元素循环的节律、速度和强度，甚至使这些流程不成为循环。幸好，大多数元素有比较完善的自然循环，都有补偿作用，而又是人类力量目前所难以改变的。但是对于任何一个循环的干扰，超出其补偿作用，则整个情况就会被破坏。在这里需要

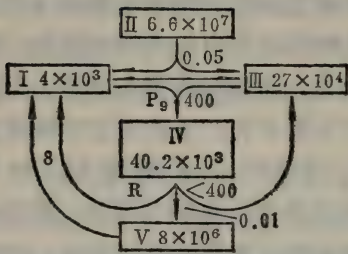


图11.20　全球碳流程

Ⅰ.大气圈；Ⅱ.岩石圈；Ⅲ.水圈；Ⅳ.生物圈；Ⅴ.化石燃料中的含碳量流程中的单位克/平方米年，框中的克/平方米

提到的就是，广义的自然和自然资源的保护，即是保护自然的生态学系统中的各种流程的正常循环。

碳和氧的循环　大多数有机分子的主要元素是碳、氧和氮，而生物的每一个分子都含有碳。碳存在于大气、土壤及水中，而在大气层中的含量最多（图11.20）。大气层中的二氧化碳约占大气的0.03%，约为25兆顿（25万亿吨）。动物和无光合作用的植物都不能从大气中直接摄取二氧化碳。只有绿色植物可以利用光合作用，把碳从二氧化碳中分析出来，制成碳水化合物，从这些原初的单糖，经过多次化学作用，合成为其它的有机化合物，供植物自养。

二氧化碳＋水＋太阳能⟶葡萄糖＋水＋氧。动物采食植物，随之进入食物网链。动、植物呼吸，呼出二氧化碳，将碳送回大气层。生物的尸体或排泄物被微生物分解，成为无机化合物，其中大部分的碳又会以二氧化碳的形式散布在大气层或进入水中，又可供植物再利用（图11.21）。在循环之际，有些碳又变为化石燃料，以及CaO_2的沉淀物。这些碳是经过燃烧或者风化而进入循环的。有的则深埋于地下。所以在自然状态下，需要经过相隔很久的年代才能重新进入生物地体循环的流程。然而由于人类的开发利用，燃烧取能，就增大了大气层的二

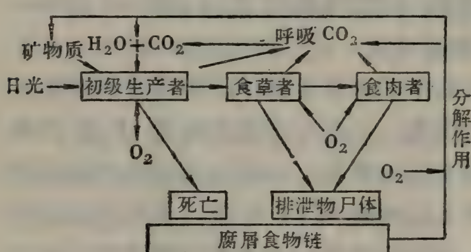


图11.21　食草一腐质食物网物质流程示意图

氧化碳的含量，减少了氧的比例。

动、植物生命活动需要吸取大气层中的氧气，或从水和食物中吸取氧气。在生命过程中，有机分子放出热量的同时也放出氧和氢，同时使之结成水，这些水可以保存在有机体内或者是排出体外。绿色植物在进行光合作用时，也产生氧气，并且将它释放到空气和水中。现今大气层中的大部分氧气，就是生物演化过程中植物所生产并积累下来的。现在大气平衡，是依靠动、植物二氧化碳和氧气的交替作用所维持的。

氮的循环 氮是生物的要素，它构成氨基酸，再构成蛋白质，大气层中的氮占大气的五分之四。但只有少数植物能应用大气层中的氮，而动物则不能直接利用。

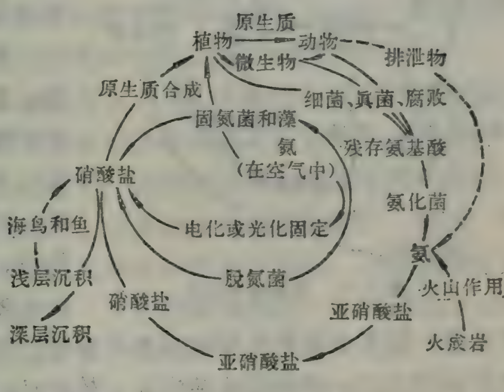


图11.22 氮循环示意图

氮的循环可谓是双重的，即大循环中有小循环。大循环是指大气层的氮在生态系中循环，小循环是氮化物进入水及泥土分解后再回到泥土及水中，由泥土及水中某些细菌和藻类把这两环节联系起来（图11.22、图11.23）。这些微生物和藻类能直接将氮变为硝酸盐，浸入土壤和水中，为植物所利用，合成氨基酸及蛋白质。动物通过食物，将氮摄入有机体内，随着食物的消化和

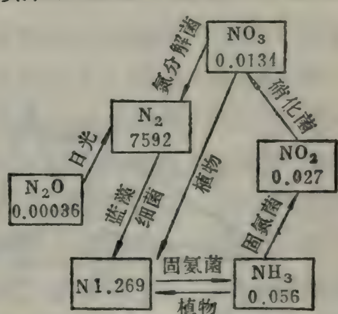


图11.23 地表氮循环示意图
单位 公斤/平方米

吸收，含氮物质为机体所利用。生物的尸体和排泄物，由分解菌还原为氮化物，即氨。氨不能为植物吸收，通过氮分解菌则能将这些含氮化物变为亚硝酸盐，再变为硝酸盐。硝酸盐才能为植物所吸收。这样氮通过各种生物活动，才完成循环。

此外，还有大气层的雷电，也能使氮固定，火山爆发时也会产生一定量的氮，以至人类所用的化学肥料都能把氮带进生态系。



图11.24　磷循环示意图

矿物质的循环　除碳、氧、氢、及氮以外，还有很多矿物质都是生物的主要组成，如磷、钾、钙、钠、镁、碘、铁等。生物还需要少量的铜、锰、氟、钴，有些植物还需要硼及钼。所有这些元素，除了少数外，都能在水中溶解。动、植物可以通过水同时摄取到它们，动物在吃其它动、植物时，也能获得。最后又可通过分解菌将有机物还原为无机矿物，又可作新的循环，如磷的循环（图11.24、图11.25）。

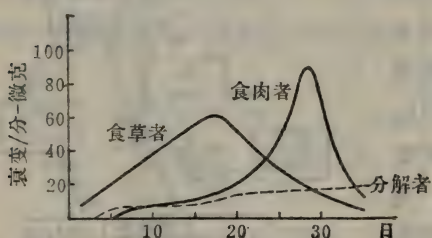


图11.25　用同位素磷标记一种植物显示三个营养水平中磷代谢的关系

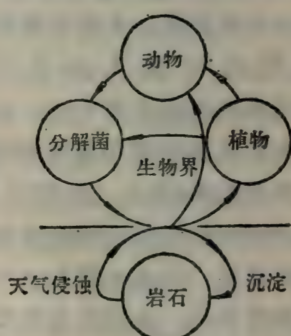


图11.26　矿物质的循环

矿物质的循环像氮一样也是双重的。矿物质先是由于气候各因素的侵蚀或生物的作用，从岩石表层的外壳崩解下来，溶解于水和泥土中。沒有被生物利用的矿物质又沉淀下来，经过土质变化，再成为岩石，或受到风雨、地震、海啸等自然力量的影响也可以重新利用。所以矿物质，既可从岩石分出，也可由经生物界的生态循环，再组成岩石。（图11.26）。

人类也在不断加速改变 这 种 循 环，影响到原有循环的完整性。每年开采和冲刷的磷约有 200 万吨，而人类每年 扑 捞 的 海鱼，约回收 6 万吨磷。虽说磷矿的贮存量是相当大的，但如果要使最终免于短缺，仍需使磷循环完善。

水的循环 生物不能脱离水，生物体的化学反应必须依靠水才能产生作用。生物的细胞差不多80%都是水份。还有管脉、体腔内的体液等主要成分都是水，营养物质和氧气也是由水溶解。水降落在地表，可渗入地下，也可从地表迳流到沼泽、湖泊、河流，最后归入大海。大部分地面水为植物所摄取，也是植物取得氧和氢的来源，并吸取溶解于水中的营养物质——有机物质和矿物质。水经植物的根、茎、叉传送到叶，再由叶孔蒸发。大树在生长季节一般一天通过叶孔蒸发可散发1500加仑或 6819.15 公斤的水，不少水分也从地表或水面直接蒸发进入大气，在大气中流动。

生物能流 生物从赖以生存的环境中摄得循环不息的生命要素，生命的基础物质由非生物界进入生物界，再还原到非生物，理论上是取之不尽，用之不竭的，但是生命却是单程的。生命只是一系列的能量消耗的活动，能源是要耗尽的，是单程的。而生物界依赖的太阳能源，则是提供了源源不断的能源。植物不断生产，太阳能经绿色植物还原进入生物界，积蓄了生物能源，整个生物界才得到启动，生气勃勃。但是，若是这个结构的某部分消失或者循环系统、流程中断、能源的传递和生命 的 原 料 受到阻碍，维持生命系统的能力便会减弱，以至完全消失或毁灭。

物质和能源的流动是结合的，构成一个完整功能系统。这个系统的特点是开放的，分解有机物，消耗能源，将生命的要素还原或矿化为无机物，又可供养生物来再利用。但是对于它们在特定的生态系中这些重要元素循环的细节，诸如流量、速度、强度、贮量、周转率等等是不甚清楚的。

有人（Hutchinson 1944 等）曾测定豆科植物陆地生物固氮，每年每平方米为1231毫克，或每英亩11磅。磷与氮在水中的比例1:23。他在 8 月份曾用同位素 P^{32} 测定在14 英亩的池塘中透光区浮游植物原生质中磷的吸收量是每周1.81公斤，浮游植物干重中0.5%是磷酸盐。这表明，生产力每周干物质为362公斤，每年生产干物质为18824 公斤。

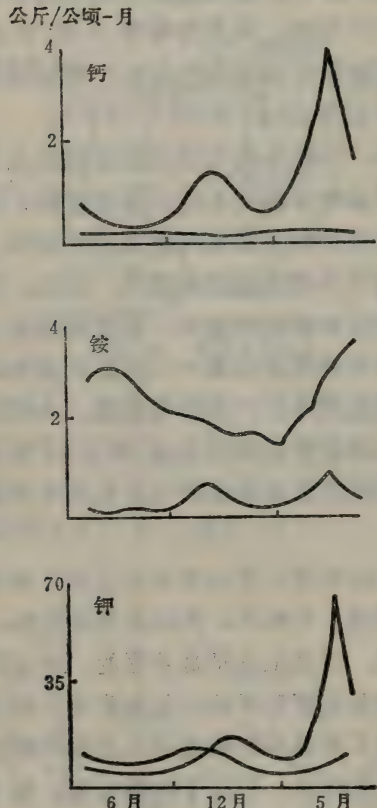


图11.27　北温带森林生态中三种元素输入和输出的季节变化

（2）数量变动

比较不同生态系统的功能，能量输入和积累过程以及生物生产力，在空间和时间上的数量变动是十分明显的。

曾测定北温带落叶林三个季节输入输出的变动情况表明，钙的输出大大超过输入，所以全年都有很大的缺损，特别是初冬和春季，由于融雪和降雨迳流增加而流失。铵的输入远远超过输出。钾的

周期过程则是相互交叉的，在夏季，树木生长季节极其有效地从土壤中摄取钾，而在冬季后则是输出大，出现持续地缺损，尤其是在融雪春泛时期，这时生物活动少而侵蚀和流失的物质多（图11.27）。

物质周转循环不仅有季节性的数量变化，而且有年间变化。曾有人（An.M.Schultz 1966）测定阿拉斯加尖陵（Point Barrow）一地的三种主要植物（*Dupontia fischeri*, *Eriophorum angustifolium*, *Carex aquatilus*）的叶子中磷的水平在九年内变动的情况，钙、钾、氮的含量也有同样的趋势，而镁和钠则无波动。更有意义的是，与此同时统计了以这些植物为主要食物的旅鼠的数量，得到了完全吻合的变动趋势，表现出周期是同步的。其因果的原因也是明显的是受营养阈值的影响。

食物中钙、磷丰富，初夏旅鼠数量就高。因为有较多的钙磷，所以在有机物质中含有大量的钙和磷。由于动物的食草、挖掘、做巢等活动改变了土壤表层的反照率和隔离作用，从而使土壤能融解深层的矿物质。由于动物的过度食草，生物有机体中营养物质尚未分解释放出来，第二年植物生产量下降，食物中钙磷含量也降低，低于动物哺乳期所需要的含量。由于积累的枯草遮盖了土表层，同时死亡了的有机体的分解加速，第三年植物生产量上升，供给动物的食物在恢复，但食物的质量还很低。在日食量中钙、磷的含量尚不足以维持繁殖和哺乳的需要。由于冰冻作用会浓缩土表上面的溶解物，数年的枯草有所积聚，植被覆盖高，土壤已隔离，融解层很浅，分解率也高，第四年植物产量全部恢复，作为食物种

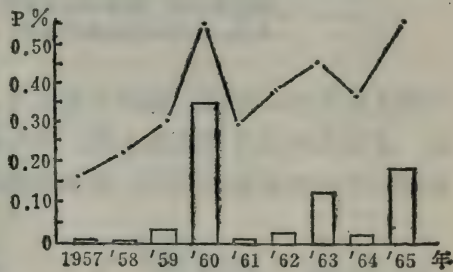


图11.28 磷水平变化与旅鼠数量的关系
（曲线示磷水平，柱体为旅鼠的数量）

类积累了矿物质。对于繁殖来说，食物中的钙、磷含量已是足够了，所以有足够的食物提供大数量的种群。由于营养阈值之间的关系，种群也不会再扩大，这种分期轮替食草的变化已成为系统中物质循环的一环。如果没有食草动物，植被也将遭到困难。事实上系统的每个环节都在起着一定的作用，这也就成为一个相对稳定的调控系统（图11.29；11.30）。

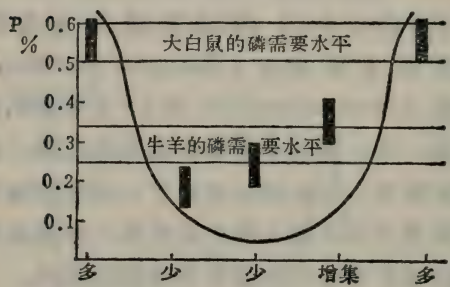


图11.29　食物营养物质质量与旅鼠数量相关的假设（黑柱示食物中磷含量，曲线示旅鼠种群变动）

受控的系统，一方面是离差校正或负反馈；另一方面是离差增效，也称为正反馈，这两者都具备。在此，食物量、质量、空间的利用都是正反馈；天敌、病原为负反馈。这种物质交换的数量变动，愈在系统结构层次的上层，与环境的物质交换也就愈复杂，环境对生物的影响越深刻，生物依赖环境的程度也愈明显。

初级产物的质量变动，影响以这些植物为食的动物的数量变动，即是次级产物的数量变动，甚至逐次三级产物的数量也随之而变。如在欧亚、北美以旅鼠为食的雪鸮和北极狐，随着旅鼠的数量变动，也有相应的3—4年间数量波动周期，在旅鼠数量减少时，北极狐就会因大量挨饿而数量下降。

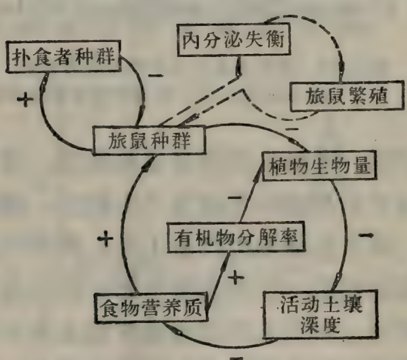


图11.30　极地苔原生态系调控平衡的反馈回路

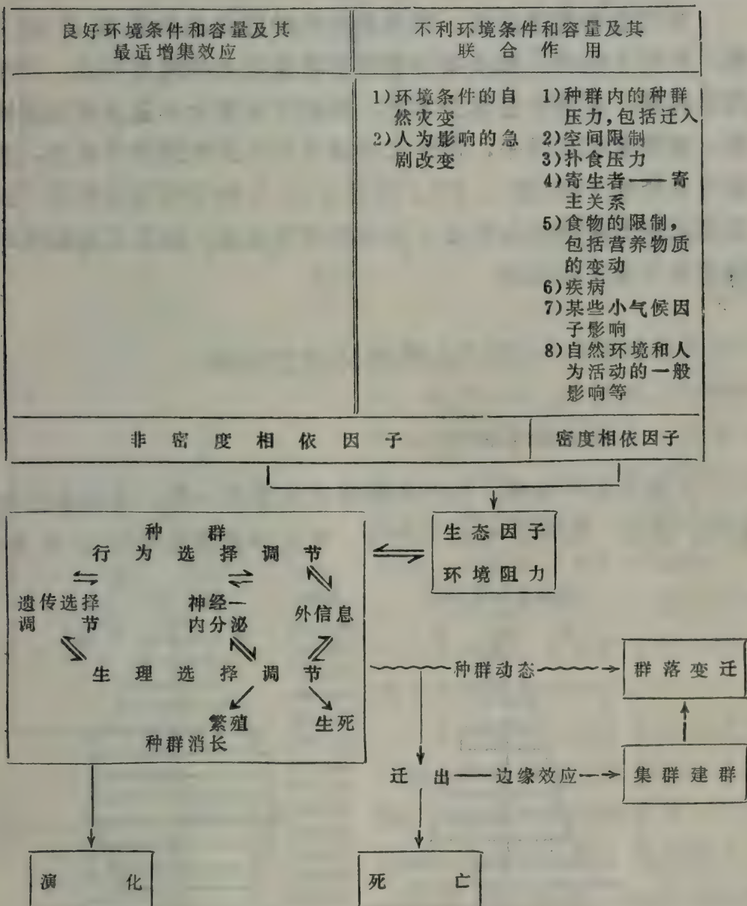


图11.31 影响种群动态各因子相互关系示意图

雪鹗则向南迁飞觅食，而在扩散过程中，也会大量减少。还有如雪兔与猞猁，也表现出扑食-猎物关系所造成的食物相依关系的数量变动。

当然生物群体动态，特别是生物种群动态的机理是多元性的，在每个物种，都会有导致种群数量变动的激发因素，产生不同的机理，甚至数量多少本身，即相对密度大小也会成为激发因素，即密度相依因子，进而又会诱导出内源性的调节机理，形成遗传选择的效应(图11.31)。由此可见，生物与环境的关系不仅逐层都反映出在功能与数量上的动态调节关系，而且直接影响到生物适应与进化的机理。

五、人类与环境的关系

1. 人的生物学特性

人类起源于动物，作为生物界有机体的一员，有很多生物特性如：营养、代谢、生长、遗传、演化等等都是与其它生物相

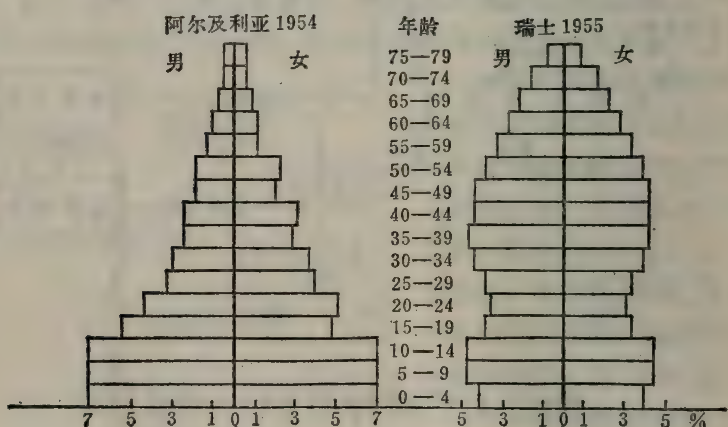
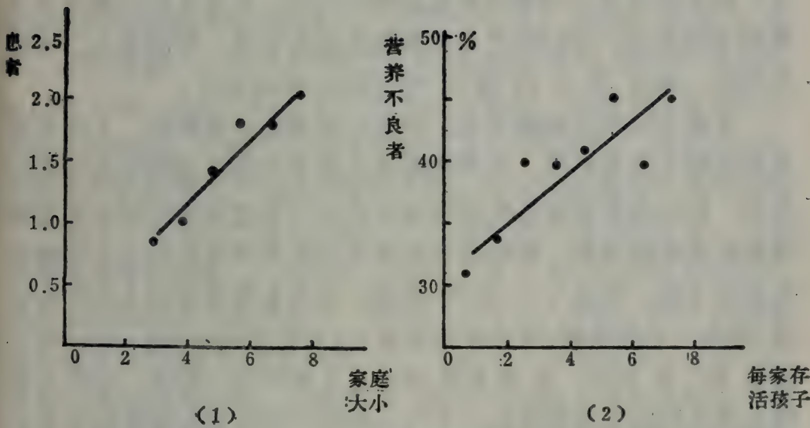


图11.32 两种不同类型种群（人口）年龄组成：阿尔及利亚代表迅速增长型，瑞士代表稳定型



似的，特别是与高等脊椎动物相同。虽然人类进化超越了生物界的其它成员，特别是由于人类的智能、知识，文化、科学技能的发达，往往会掩盖了它的生物学特性，而突出了它的社会性，不论人类的智慧和科学技术文明如何高度发展，但依然不能摆脱人类本身的生物学特性。

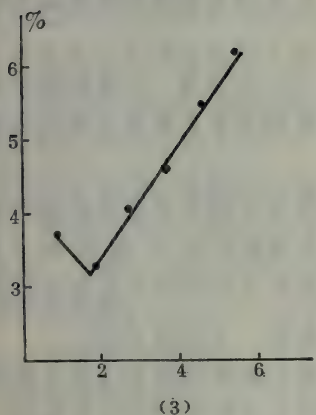


图11.33　家庭大小与疾病、营养、死亡的关系
美国俄亥俄州克兰汶兰和哥伦比亚堪得拉利亚
(1) 家庭大小与肠胃病患者的关系；
(2) 每家存活孩子多少与营养不良者的关系；
(3) 美国纽约家庭早期儿童死亡率与生育次数的关系。

生物物种存在的基本形式是种群，人类作为生物界的一个物种，同样具有物种种群这一生物特性：如年龄组成、性别组成、家族结构、密度、增长趋势等（图11.32、11.33）。人类不论采取任何一种人为的措施，都可以制约和滞缓改变本身的种群动态，但是种群繁衍增长（人口增

长）的生物学基本规律仍然是客观存在的。只有认识这种规律才能调节控制它。专门研究人类种群动态的领域，即研究人口动态的领域，称之为人口统计学（Demography）。

人类与环境之间的关系，也有一系列的生物特性。人类生存必需依赖于客观环境，必须依附于生态系统的能源和物质循现的规律，所以必然要受人类在进化过程中已形成的适应特定客观环境的忍受度的限制，环境中适宜的最适生态位随空间分布和时间变迁而不同，但也有一定的限度。因此各种环境对人类生存而言，都有一定的限制，即环境的负载力（负荷力carrying capacity）。忍受度、生态位、负载力这些也是人类生存、生活、生产与环境关系之间的生物学特性。不论人类的科学技术如何发达可能扩大、缩小、或延伸这些生物学特性，但是却不能根本改变这些特性。

由此可见，人类的生物学特性，不仅表现为一个有机体具有的生物学特性，而且作为一个类群在种群水平上及其与生存环境之间的关系上，都具有生物学特性。

研究人类种群（人口）生物学特性与环境关系之间的基本规律的科学称之为人类生态学。人类生态学即研究人类种群（人口）结构、增长、扩散、分布等动态趋势及其特性与环境之间的关系，特别表现在对于环境的利用和影响二方面的关系。

生物进化过程中有一个激发生物适应趋势的因子，就是环境中可利用的不同生态位。早在三千到四千万年间或三千万年后，首批灵长类出现时，它们就向三个分别不同的适应型（Adaptive modes）发展。原猴类（Prosimians）发展为生活在树冠中的夜行性，树栖食虫性为主。猴类适应在具有灵活的身体结构，快而稳当地在树梢活动，处于惊险的环境中觅食的习性。猿类则趋向于在树冠內，采食悬挂的果、叶为主，这些是猴类所不能及的。而猿类喜于在树冠內悠荡觅食。为此遗传的变异，保证了各类在同一环境中各占有一定的生态位，而分别发展着。

在三千万年前后，全球范围气候比较温暖，多雨湿润，那时非洲热带雨林远离现在的范围，向东北伸展，到现在埃及的南部。湿润期后，又有较长的干旱期，使热带雨林收缩。森林扩张收缩交替，造成当时森林中灵长类生态位、负载力的波动。而其它生物群落，如热带疏林草原等又相嵌交错伴随。灵长类中演化出具有利用地面环境和资源的种类。现在埃及地层中就发现在二千到四千万年的半地栖的猿。为了能环视草地上的情景，这些半地栖古猿开始直立，同时这些长期以来基本适应在树冠荫凉环境中生活的种类不能适应于开旷地区的光照，所以一般是晨曦和黄昏活动，而白昼回森林栖息。在三千万年左右的地栖古猿到25万年前人类的出现之间，生物群落、生态系统的不断改变和生物遗传之间不断地相互作用，使生物的遗传性与环境之间的关系在进化过程中产生不断地重新组合。生物为了维持生命，直接利用的自然物质因子就是自然资源。自然资源的组成不是恒定的，也是在不断的变化。生物的若干显性型在一定的时间空间是有利的、适宜的；而在另一个阶段或另一个时间和空间，另一些显性型反而得到了发展。自然演化的过程发展并产生了不连续的自然选择，增加了物种种群遗传的多样性，又增加了向持续定向发展的能力。遗传性不断地使生物有可能更多、更有效地利用自然环境和自然资源。

人类成为地栖的，开始有能力扑食草原上的有蹄类，形成食肉或杂食的食性；为了扑猎，增加了直立运动、社群活动、协作通讯，适生于更多的生态位。智能的发展，从而又增加了利用自然环境和自然资源的可能性和能力。人类不仅能直接利用生态系中生物直接积累的能源，而且约在四十万年前在亚洲的直立人发现了火，取得了第二能源。据称约在更新世前，约五万到二万五千年由于人类无尽地扑食有蹄类，作为食物，摄取能源，又利用火，发明了工具，人口一时也得到大发展，森林和草原燎荒，据估计非洲大型兽类种属约有40%是在这个时期消灭的。人类赖以

生活的主要资源和生态系的结构受到破坏。从而产生了人口大扩散，伴随着又发生了沿途自然资源和自然环境的大破坏，特别是各地的动物遭到扑猎为食。

到一万年前左右，人类的人口估计已超过五百万了。那时，由于过渡扑猎野生动物，利用又极为低效浪费，特别是在野生动物数量稀少的边缘地区，迫使人们又回复到采集野生植物为食。约在一万五千年到一万年间，兴起种植和驯养家畜。四、五千年前亚洲都已种植水稻。随着种植的发展，人类对于自然环境和自然资源，生态位的选择又有了新的转变。人类能获得更多稳定的自然资源，发展人类，而人类自身演化或发展原来是完全依赖于自然环境因子支配的生态学流程，此时已在很大程度上改变了原来依附的程度了。自然演替和人类对环境的反应之间的改变也十分明显，逐渐不完全依赖外界因子，而更多地从适宜于内因的需要来选择利用自然环境和自然资源。

以上简扼地概述了史前人类与自然的关系，从中可以看出，人类的起源、演化、形成和发展都是与自然环境和自然资源演变及对其利用分不开的。人类在发展过程中也改变了自然环境和自然资源，也改变了人类本身。当人类能适度利用自然环境和自然资源时，才能得到发展；若过度利用或超越当时生态平衡范畴时，就会受到抑制。当然这一切在史前期，都是不自觉的。

由于社会、科学技术有一定程度的发展扩大了人类对于自然环境和自然资源利用的范围，更能适应不同环境生态系中的生态位，甚至于在一定限度内达到“为所欲为”的境地，况且人类人口的增长的速度由于多种原因尚未超越自然的负载力，因此长期来形成了人是自然的主宰，人能主宰一切的思想，无视或忽视人类对于自然环境和自然资源的依赖性。所以当时有的学者认为：“简单地说，动物仅仅利用外面的自然界，单纯地以自己的存在来使自然界改变；而人则以他所引起的改变来迫使自然界服务于他自己的目的，来支配自然界。这便是人和其它动物最后的主要

区别，……。”这即是将人类的社会性掩盖了生物性。

虽然人类犹如其它生物一样，其生存、生活和生产从来也不能脱离自然环境和自然资源，也从未脱离过自然环境和自然资源，可是生物与环境这样一个生物学的基本概念，几乎可以说一直到达尔文1859年11月24日《物种起源》发表十年以后，欧纳斯特·赫克尔1869年，才用生态学这个名词，概括了生物与环境的关系，才初步明确下来并逐渐为人们所接受。

尤其二次世界大战前后以来，人类科学技术又进入了一次发展高潮。人类在很大程度上明显地改变了人类本身数量增长的自然规律。现代科学技术发明创造到付诸应用于现实社会生活中的周期愈来愈短，愈来愈快，影响愈来愈深广。在这一个过程中，使整个地球上自然环境和自然资源的改变是十分剧烈深刻的，甚至造成很多不可挽回的逆转趋势。

在五十年代虽然不少学者已发出警告，但是当时科学技术界只重视技术发展以及微观世界的研究，藐视探索宏观世界自然规律的思潮，更加使科学界对全球生态平衡等有关人类切身的重大问题置之度外。一直到六十年代初大量的事实已迫使人们不得不考虑到面临的严酷现实。从六十年代接踵而来的五大社会问题：人口增长、粮食、能源、自然资源及其保护和环境保护，一直到现在，以至未来也将成为世界的重大社会问题。这五大问题的核心也就是人类的一切活动与自然生态系统的平衡关系问题、人类的生存、生活和生产必须使其科学技术文明与人口维持在自然生态系统中的最优水平。这就是由于近代科学技术文明和人口猛增，人类破坏了自身的生物学特性所需要的自然环境条件，影响到人类赖以生存的自然环境和自然资源及其生态系统的平衡，以至问题的性质也转化了，产生出一系列的社会问题。由于对自然环境和自然资源遭受破坏所造成的严重后果，以及人类未来生存、生活和生产发展的长远需要，许多国家广泛认识到保护自然的重大意义，并公认保护自然是保护人类生存环境的一个主要部

分。所以联合国于1972年6月6日—16日在瑞典斯德哥尔摩召开了人类环境会议。这是世界上第一次各国采取集体行动，防止生态大灾难，维护生态平衡和自然环境作出的一次大行动。会议提出的口号是"只有一个地球"。通过了"人类环境宣言"（Declaration on the Human Environment）的原则，宣称："人类是环境的创造物，也是环境的改造者。环境不但供给人类物质上的需求，并提供人类智慧、道德、社会，以及精神上成长的机会。人类在地球上长久而艰难的演化过程中，由于科学与技术的快速发展，现已达到的阶段是利用难以数计的方法，前所未有的规模，在改造其环境。人类环境的两个方面：即自然环境与人为环境，均为人类的福祉，是基本人权的享有以至生存权本身所必需的。""人类环境的维护与改善是一项影响人类福利与经济发展的重要课题，是全世界人民的迫切愿望，也是所有政府应肩负的责任。""人类业已到了必须全世界一致行动，共同对环境问题采取更审慎处理的历史转捩点。由于无知或漠视会对生存及与福利相关的地球，造成重大而无法挽救的危害。反之，借助于较充分的知识与较明智的行动，就可以为自己以及后代子孙，开创一个比需要与希望尤佳的环境，实现更为美好的生活。提高环境质量与创造美好的生活的远景甚为广阔。现今最需要的是一种执重而平静的心情，热切而有秩序的工作。以期在自然界获得解放，人类必须与大自然协同一致，运用知识建造一个更美好的环境。为了现在以及未来千秋世代，维护并改善人类的环境，业已成为人类必须遵循的崇高目标。此一目标的要求，须与已经建立的和平与世界性经济与社会发展的基本目标，步调一致，协调无间。"

联合国教科文组织1973—1978年事业规划的四个重点之一即"人与生物圈"的研究规划。其中心就是从基础理论上阐明各种人为影响下，自然和自然资源的变化规律及其保护措施。1980年3月5日国际三大保护自然和自然资源的组织——联合国环境规

划署（UNEP），国际自然和自然资源保护同盟（IUCN），世界野生生物基金会（WWF），又在世界范围内发动了大规模的“世界自然保护对策”（World Nature Conservation Strategy）运动。

生态系统的概念说明人在自然生态系统相对动态平衡中的生态地位。生态系统的相对动态平衡，生态平衡，可以处于各种不同水平。为了维持最适的生命现象，必须有相应的维持生命的最适生态系统及其动态平衡的最适水平，当然人类也不例外。这种维持系统也可以处于各种不同的水平。为了人类维持本身正常的生存、生活、生产，必需要有最低生态条件，其极限可称为生计维持系统（surviving living system）。由于人类活动的影响及其它种种原因，很多地区的生态系统的动态平衡都遭破坏，甚至日趋接近或低过于人类的生计维持系统，而不得不迫于迁出这种环境。所以，如今更需要从人类的生计维持系统这一最低极限出发，正确衡量人类赖以生存的自然环境的现状及其发展趋势，才能切实提高人类环境的质量。人类生存于生态系统中，必须与身处其境并赖以为生的生态系统取得协调，所以有人认为现代人类应是生态系人（ecosystem people），应该具有生态道德（ecological conscience）和生态责任（ecological responsibility），进行生态经济发展（ecodevelopment）。任何人类社会活动的开发利用规划都是生物圈开发利用系统（biosphere exploiting system）的一部分。所以应保持在生态学上允许的持续发展水平，取得人类与自然之间的新的动态平衡，决不能在地球上创造技术圈（Technosphere, Darling & Dubos 1970）来替代生物圈，当然这也是不可能的。决不能再重蹈只重视技术而对待自然采取“生态简化”（Ecological simplification）而俟其出现“生态冲击”（ecological backlashes）冒生态风险（ecological risks），不然很可能会出现生态反常（ecofreak），甚至会出现环境危机（environmental crisis）、生态危机（ecological crisis）和生态灭绝（ecocides）。

2. 人类对自然环境的改变

自古代人类的发展，延续到现在，扩大土地利用一直是引起自然环境和自然资源的急剧改变的一个重要因素。

大象在我国现已成为仅存于云南南部热带雨林中的珍稀动物。几近绝迹。而在我国古代，曾是广泛分布于黄河流域，为北方一种普通的役用动物。在河南安阳县小屯村发掘出的“殷墟”中，有商王奴隶主猎象的记载。甲骨文中不仅有象字，还记载用象作耕畜。“吕氏春秋”中也记载商王的人骑象攻打东夷的部族。这些都可以作证。距今三千多年前商代，在现今河南地区还有大量野象。随着黄河流域的开发，象的栖息条件改变了，无法生存，分布区也大为缩减。在公元二百多年的三国时代，历史上有著名的曹冲称象的故事，就可以看出当时象在河南许昌一带已是绝迹，而在江南一带还很多。南北朝约公元500年左右，长江以南仍然有大量的野象。而到明末，湖南、两广和云南一带都还有大量的野象，所以吴三桂的军队里尚有用象作运输和乘骑的一支象军。现在只在云南边境西双版纳和沧源县两地有几群。可是在现在动物地理学的区系分析中，往往把大象作为热带动物的代表。如果从生物进化史来看，人类改变自然环境的面貌的历史，真只是弹指一挥间，所以按生物学属性把大象作为热带动物的代表实在欠妥。象的证例说明，人类扩大开发利用土地，引起自然的极大改变。从以上几个历史时期间隔的时代来看，愈来愈近，绝迹的范围愈来愈广，速度不断加快。在自然综合体中，动物常常是最好的典型代表，也是生态系统动态平衡最敏感的指示者。从象生存的环境所需要的栖息和食物等条件，就可以推知当时我国大半江山的自然景观。这些事例在世界范围内，也并不罕见。

黄河流域，特别是黄土高原，古代原来是森林草原和阔叶林带，长期来由于土地开发利用，已成为荒山秃岭裸露的黄土高原了。长城沿线，原来的山地大都也是森林满布的林区，历代为了筑城防御，成片毁林，现在只剩下孤城单墙。甚至内蒙伊克昭盟

的草原，由于历代开垦，植被破坏，沙漠扩大，有成片荒漠。近代又在鄂尔多斯等草地大面积开垦，草地开垦，土地肥力不足，只能维持两三年，遇到旱年，几乎颗粒不收，结果不得不弃耕，造成严重的风沙危害。以至我国土地沙化的面积已达约19亿亩。仅解放以来二、三十年中沙漠化土地面积近一亿亩，其中百分之九十是由于不适当的利用所造成的。

随着我国自然环境的巨大变化，又加上现代的不合理利用和过度利用，自然资源，特别是动、植物资源的种类和数量都急剧下降。五、六十年代全国平均每年可收购各种野生毛皮1600万张（1950—60年平均年收购量1900万张，61—65年为1300万张）；但近年来每年收购不足 700—1000 万张。麝香原是我国出口产品，产量占世界产量的80%，如今却需要进口。过去我国每年出口猴子几万只，现在每年收四千只都感困难。不少珍贵鸟兽已经绝迹和濒于灭绝，野马、高鼻羚羊、白臀叶猴、黄腹角雉、朱鹮等十多种，处于临危状态的尚有大熊猫、虎、白鳍豚、野象、野骆驼、野生的梅花鹿、海南坡鹿、黑鸛鹤、杨子鳄等二十多种珍稀动物。

1959年以来，围垦传统水产养殖的滩涂已上百万亩。广东省围垦的滩涂可能近20万亩，致使现在每年水产养殖只有解放后最高产量的一半。千湖之省的湖北，现在湖泊面积比解放初期减少四分之三。湖南的洞庭湖现在大约只剩下原有湖面的一半，平均每年缩小达88.6平方公里，有的年份，甚至达到 245 平方公里。大面积围垦湖泊，湖面急剧减少，不仅破坏湖沼所具有抗旱排涝天然水库的调节作用，而且直接影响到农、副、渔业生产。目前内陆水产的天然扑捞量只有1954年的一半左右，解放初期年产60万吨，60年代下降到40万吨，70年代又降到30万吨。现在只能靠人工养殖来弥补，使总产量仍然能接近历史最高水平。当然，水产资源产量受到的影响，还有其它种种原因造成的。

近海渔场的水生动物，由于渔业作业高度集中，过度生产，

以至主要经济鱼类资源遭到严重破坏。以四大海鱼为例，大黄鱼 *Pseudosciaena crocea* (Richardson) 过去最高年产可达18万吨，1977年年产约7万吨；小黄鱼 *Pseudosciaena polyactis* (Bleeker) 57年年产约16万吨，1972年以来年产2万吨左右，仅过去产量的八分之一；乌鱼 *Sepia esculenta* 常年产6—7万吨，近年年产3万余吨；带鱼 *Trichiurus haumela* (Forskal) 1964年产57万吨，1977年产43万吨。渔业资源量逐年急剧下降。

动物资源的剧变是自然环境和自然资源变化最为敏感而又明显的指示之一。动物资源的状态足以反映出国家对于整个自然和自然资源管理利用的水平。

栖息地改变后，甚至影响到动物的生活习性等生物学特性的改变。朱鹮原是迁飞集群的，现代有的群体已成为留鸟。马鹿过去有雄鹿集群的现象，现在数量少了，即使非繁殖季节，也很少见雄鹿群。

在世界范围内也一样。中亚的蒂格利斯河（Tigris river）和幼发拉底河（Euphrates river）两河流域，以及北非流向地中海的尼罗河流域（Niles river）都是世界人类文明的发源地，也是农作物和家畜驯化培植最早的中心之一，由于长期地不适当利用，现在很多地方都改变了原来的自然面貌。恩格斯在《劳动在从猿到人转变过程中的作用》一文中例举了“美索不达米亚、希腊、小亚细亚以及其它各地的居民，为了想得到耕地，把森林都砍完了，但是他们梦想不到，这些地方今天竟因此成为荒芜不毛之地，因为他们使这些地方失去了森林，也失去了积聚和贮存水分的中心。阿尔卑斯山的意大利人，在山南坡砍光了在北坡被十分细心地保护的松林，他们没有预料到，这样一来，他们把他们区域里的高山牧畜业的基础给摧毁了；他们更没有预料到，他们这样做，竟使山泉在一年中的大部分时间内枯竭了，而在雨季又使更加凶猛的洪水倾泻到平原上。在欧洲传播栽种马铃薯的人，并不知道他们也把瘰疬症和多粉的块根一起传播过来

了"①。"当一个资本家为着直接的利润去进行生产和交换时，他只能首先注意到最近的最直接的结果。……。这些行为的自然影响也是如此。当西班牙的种植场主在古巴焚烧山坡上的森林，认为木灰作为能获得最高利润的咖啡树的肥料足够用一个世代时，他们怎么会关心到，以后热带的大雨会冲掉毫无掩护的沃土而只留下赤裸裸的岩石呢？在今天的生产方式中，对自然界和社会，主要只注意到最初的最显著的结果，然后人们又感到惊奇的是：为达到上述结果而采取的行为所产生的比较远的影响，却完全是另外一回事，在大多数情形下甚至是完全相反的；需要和供给之间的协调，变成二者的绝对对立，……。"② 现在，西班牙的种植主过去了，德国的农场主和木材商又去巴西了。德国人在巴西圣灵州内哈内陆河以北，面积达三百平方英里的地区开垦，乱砍森林，水土流失，一度可以航行五千吨船只的河流，如今为沙石淤塞，甚至不能通过一只小独木船。繁茂的草木消失，整个生态系完全失去平衡。无法放牧和种植，现在连木瓜都没人愿种，因为木瓜树上全是虫。在以往，这一地区至少已知有 450 种不同的植物和204种鸟类，但现在已完全绝迹。由于天敌消失，若干害虫和寄生虫大量繁衍猖獗。环境的破坏使90%的居民罹患皮肤癌或者是癌症前期的皮肤病。

即使是在大洋洲的澳大利亚、新西兰，由于开发山区，引种树木，改良草场，发展畜牧业等，在一定范围内对于其原有的自然景观、动植物区系的组成都有了相当大的改变。

在非洲，仅以东非的马塞兰（Masailand）土地开发后的生态效应为例，当地开发后，土地资源造成长期的恶化，形成了灾难性的饥荒，家畜和当地的马塞人遭到死亡。而东非的野生动物的经济价值远远超过现有的家畜。这种观点自六十年代以来，一直为在非洲工作的科学家所反复强调的。野生生物不只是景物，而

① 自然辩证法1971年版158—159页。
② 自然辩证法1971年版161页。

是有实益的自然遗产，是人类在各该地区生存环境的重要组成成分。

由此可见，自有人类历史以来，种种改变环境的结果对于地球的面貌已经刻划出非常深刻的痕迹。几乎对于各大洲和各个自然地带，都具有十分广泛而深刻的影响。有的为了单纯追求当前利益，违反自然发展的规律，掠夺自然资源，留下了极其严重的恶果，造成难以补偿的损失。

3. 人类对自然环境的污染

自然界各种物质都存在于特定的生态系统中，而且自然界本身有一定的限量和调节超限量的能力——自净能力。由于人类活动增加和扩大了自然物质流程中释放和转换的数量和速度，造成一系列前所未遇的效应和后果，深刻地影响到自然环境的质量。

随着资本主义的发展，自然资源和自然环境都受到更大程度的改变和破坏，特别是工业对环境的影响。早在1847年英国诗人托马斯·贝杜斯（Thomas Beddoes）就写到：

“大自然已被污染，
在她每个偏僻的角落里，
却有人干着该诅咒的罪恶勾当。”

(Nature's polluted,
There's man in every secret corner of her,
Doing damned wicked deeds.)

在诗句里都已应用了污染的概念。当然，环境污染问题突出出来，是第二次世界大战后，现代化工业发展，影响自然环境和自然资源的结果。曾统计，资本主义工业向自然索取100单位的资源，只能利用到 3 — 4 个单位，96个单位往往作为有毒物质和残渣释放回自然界。大量自然界原来不存在的人工合成的各种有机化合物，近200万种，还有每天约有成亿吨的废物排入自然环境，不断进入自然环境的物质和能源的流程，严重影响到各自然要素之间物质和能量的交换过程。特别是辐射物质的扩散、尘埃、以及毒

雾等有毒物质所引起的一系列骇人听闻的公害，不仅加重破坏了自然和自然资源，而且都直接危及人类本身。还有污染物造成的非点源性污染和二次污染，其危害性和潜在的隐患往往超过点源性污染，这种情况却不易为人发现和重视。

最初污染（pollution）仅指造成所谓“公害”现象而言，现在污染的含义较广，一般指超限量（数量、强度、时间）的、各种物态的、自然的或人为合成的物质渗入环境，进入原初生态系统或生物圈内的物质循环和能流运动，改变其自然性质和功能，造成反常现象和生态损害效应（ecological detrimental effects）或恶化（deterioration）。引起污染的物质称之为污染物（pollutants）。所以污染也是对自然资源不合理利用的结果。这种生态损害效应涉及范围和影响的深度远超过目前人类一般其它活动所造成的影响和后果。目前也有把污染的含义，进一步扩大到人或其它事物上去的，提出旅游污染和人口污染等等，但这尚属少数。

按照污染所及的范围，可分：单项的如，大气污染，水体污染，土壤污染，植物污染，动物污染，食物污染等；和整体的如自然污染，环境污染，城市污染，河流污染，海洋污染等。但诚如上述，污染物质的特点是渗入生态系统或生物圈，随物质循环而转移，代谢，积累，富集，各层次之间相互关联，所以很难严格区划单项的或整体的污染。

大气层可划分为对流层、平流层、中间层和热层等，从地面到12公里的高空为对流层，占空气总重量百分之九十五左右，是通常所指大气污染中的大气，特别是地表以上的二公里厚度内的大气，既受下面地形与生物的影响，而又直接影响人类和动植物的生活。大气污染就是指通过人类的生产和生活活动或如火山喷发的粉尘和二氧化硫气体等自然现象，向空中排放的各种物质、其数量、浓度和持续时间，直接和间接地为害生物的正常生存，伤害人类的生命和财产。大气污染物可分两大类：（一）是颗粒物质（固体和液体），有产生于燃烧过程的烟尘，自然界和工业

生产过程中产生的粉尘，和烟气尘，另一种由升华、蒸馏、煅烧或化学反应过程中产生的蒸汽冷凝物。雾是一种液体颗粒物质，主要是水蒸汽凝聚、或液体雾化而成。各种颗粒物质悬浮于空气中又称为气溶胶。它们能受重力作用，附于固体表面或液滴表面而逐渐沉降到地面。颗粒直径大于10微米的叫降尘，降落的速度较快。直径小于10微米的叫飘尘，有的比细菌还小，可几小时甚至几年飘浮于大气中。如与 SO_2 等气体混合能在城市上空形成很厚的烟雾。1952年12月5日在伦敦上空发生过有名的二氧化硫的"悲惨的烟雾"事件，持续四、五天之久，当时有四千多人死亡，事后两个月内，又连续有八千人死亡。（二）是气体污染物，主要来自燃料燃烧和工业生产，最普通的气体污染物是：SO_2，CO，H_2S，NO_2，NO，N_2O_3还有碳氢化合物及其氧化物等。碳氢化合物大部分来自汽车排气和内燃机的不完全燃烧。一氧化碳 CO 常是石油燃烧的副产品，在有些国家或地区，空气中的一氧化碳主要来自汽车的排气，如1968年在纽约城测定，每日排放到空气的有1900吨，(*Johnson et al*.1968)。空气中一氧化碳的浓度，随地区和一昼夜的汽车运输流量而不同，早晨约为3ppm，而下午高峰时可达15ppm。由于大量地燃料，特别是化石燃料的燃烧，加之森林植被大面积破坏，海洋水面被石油污染，使大气中二氧化碳的含量，由原来的0.028%（体积）增到0.032%，近十多年每年平均增加0.2%，破坏了二氧化碳在大气中调节气流和雨量的作用，成为造成气候反常的原因之一。

大气污染使气候变化，不仅表现在受到有毒气体的侵入，而且受到机械力的影响，形成旋风。根据近50年来的统计，美国上空发生的龙卷风的次数，约增加了5倍。这种现象和奔驰在公路上的汽车数量日益增多是密切相关的。经常运行的小汽车约200万辆，卡车80多万辆，按靠右行驶通行，在高速公路上相互错车，形成逆时针方向的空气涡流。二、三百万辆汽车所造成的涡流汇成一股强大的旋风。北半球发生的龙卷风大多数也是逆时针方向

旋转的。

各种大气污染物都是由污染源直接排出来的原始物质，所以通称为一次污染物。但其中有些污染物，在排入大气后，经化学或光化学反应，它们之间相互作用以及污染物与大气正常成份发生反应，而形成另一种新的污染物，称为二次污染物。如SO_2在大气中经氧化与水蒸汽结合形成硫酸；又如碳氧化合物与氮氧化合物经光化学反应形成光化学氧化剂而造成污染。

工业排放的二氧化硫形成的“酸雨”，使挪威和瑞典的2300个湖泊里的鱼死了十分之一。酸雨中的酸性物质在雪里积累，当雪融化时，它随着流入湖泊和河流，使鱼类死亡。鱼类的生长和生存很可能取决于融雪时水里能增加的百万分之几的微量钙，而现在却被酸性物质破坏。欧洲上空的二氧化硫的污染是由于加拿大和美国的工厂排放的，北欧的则主要是英国工厂高烟囱排放的结果。加拿大大约有5万个湖泊已称之为“水沙漠”，主要是湖水酸度过高，鱼类难以生存。北美大湖流域的一些地方，已发现雨水的含酸量超过正常含量30多倍。在纽约州的阿迪龙达克山脉的云杉、铁杉和各种松树针叶林中的布鲁克特劳特湖区蛙、鲑、鲈和狗鱼等几被酸雨灭绝。带有这种酸雨的云被强风带往远离工业区以外的地区，致使这一带的水、植被，甚至建筑物造成损害，特别使森林和农作物也处于危险之中。水中酸度提高后，会使孵化的幼鱼昏厥而无法苏醒，并破坏了鱼类的食物链，还使通常生长在湖底和湖边的植物死掉，而为苔藓和一些水藻所代替。酸雨的影响一般还可能是不可逆转的。

生物同样受到各种重金属化合物的影响。如过量的铅对于生物就有严重的为害。人过去常有铅中毒引起的职业病，当然这种情况只要改善工作条件，即可控制。但是现代工业燃烧燃料时，有大量的铅粒排放到空气中，据统计美国每年每人平均放出一公斤，其中1/2—2/3是颗粒状，而其余的都成为气体，随风逐波，可以传播到很远的距离之外。甚至远离人烟稠密的格陵兰的

冰层中，自五十年代以来，铅的含量逐年增加。到六十年代中期，每吨雪中含有200微克以上(图11.34)。在南半球的雪层样品中就很少能查出。这也证明南北两个半球气流很少交流，所以工业发达的北半球铅的污染就严重。铅的大量扩散，对于引起呼吸道疾病，就产生了污染效应 (detrimental effect)。环境中还有放射性铀，氡、石棉、铬、镍、砷也都会致癌，引起疾病。

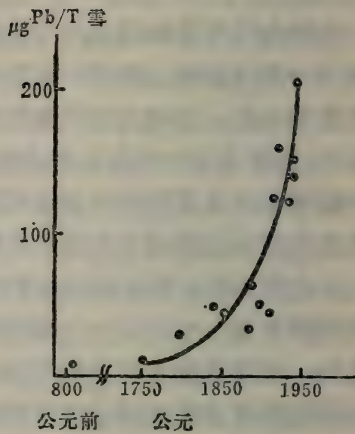


图11.34 格陵兰雪中铅含量的积累

有机磷和其它有毒化学物广泛使用后，造成的为害更是料想不到的。其中用得最多，而且影响最深的是DDT(Dichlorodiphenyl trichloroethane)。DDT 早在1873年就合成了，一直到1939年，保尔·穆勒 (Paul Mueller)发现它具有杀虫的特点，在 1943 年在拿普勒斯 (Naples) 使用它灭蚤防立克次体病原引起的伤寒，免遭传染性疫病的严重袭击起到十分满意的成效。为此，穆勒于1948年得到诺贝尔医学奖金。自此之后，有六、七种有机氯化物大量生产。自70年代才限制生产，逐渐禁用。由于 DDT 会储存在脂肪中，积累残毒，对于生物就有引起慢性隐害的可能。还有制造加工业中常用的 PCB (Polychlorinated biphenyls) 现在也是广泛扩散的又一种有机氯化物，也能在有机体的脂肪中积累残毒。甚至在初生的动物体中都会含有它们的残毒。在前三湾的初生海豹的脂肪中 DDT 的含量为42ppm，PCB 的含量为6.5ppm，而母兽奶中 DDT 的含量只有36ppm，PCB 为4.5ppm。由此可见，它们在有机体中逐代地积累着。

此外，皮锡普（Bishop）早在1947年就报导，灭蚊药对于整个水域中水生生物的污染效应。1962年拉切尔·卡逊（Rachel carson）发表了“寂静的春天”，用一系列的事实证明，杀虫剂（insecticides）、或除害剂（pesticides）实谓杀生剂（biocides）也可称为生物的灾难，引起了公众舆论和科学界的广泛重视。曾经在相隔二公里的两个城市进行实验，一城喷洒DDT除虫，一城不喷洒，做对照。连续三夜，喷药三次，两地的鸟类都有离开的现象，种群数量即刻下降，半月后喷药城的鸟类数量只剩下原有的30%，其中死鸟有6种151只，在死鸟体组织内有机氯平均残留量为103ppm，而在喷药城外扑捉用于作为对照的鸟，其体內组织残留量为2.79ppm。对照城在这期间只发现10只死鸟。

除害剂和除草剂等对于水生生物的影响更为严重。不仅影响到生死，即使处于亚致死量(sub lethal dose)也影响水生生物，特别是鱼类的行为，从而同样会影响到该种的生存。所以水质标准的根据，不能按致死量或半致死量，或亚致死量而定，而应该在无效应水平（noneffect level）之下才合理。

很多现代工农业污染物质，不但污染了整个自然界，而且直接胁迫为害人类，影响到生物的遗传性，对生物的后代也产生不可设想的罪孽。在美国已检查出人类母亲奶中DDT含量高出一般牛奶的含量2—4倍。DDT在人体內可富集到1000万倍。这些污染物质进入人体后，还会传给子孙后代。我国一大城市77年检测人体体內666含量，每公斤体重含量9.52毫克，高于日本3.7倍，高于印度5倍，高于美国160倍。

农药等残毒的大量积累，直接引起死亡和繁殖率降低，使种群减少，以至灭绝。另一方面，处于低级营养水平位置的生物，因残毒含量较低，或对化学农药具有抗性，得以继续生存，并由于打破自然界的相互制约作用，反而得到大发展，从而破坏了生态系的自然平衡，如虫害的再次大发生等。为此，污染对生物及其环境的影响是十分严重的，必须予以充分注意。

4. 自然和自然资源的合理利用与保护

人类与自然关系的密切性和尖锐化，并不是现代社会中才产生的新问题。在人类与自然的关系中一直存在着利用自然和保护自然这一对矛盾。这一对矛盾有一个发展过程，在人类历史上，各阶段都有一定的特点和原因。这些原因相继叠加，不断地影响着自然环境和自然资源，也进一步加深了人类对于依赖自然的认识，确立了要保护自然环境和自然资源，合理利用它们的概念。

在古代人类社会实践的某些方面，很早就自发地或自在地注意到利用自然和保护自然的相互关系。关于保护野生生物资源，我国历史上早在春秋时代就有记载。《永语·典礼》:“夏三月，川泽不入网略，以成鱼鳖之长。国君春田不围不泽；大夫不桩群；士不取麛卵者。”《国语·晋语》:“旦夫山不搓蘖，译不伐夭鱼，禁锟鲕（鱼卵），兽长麑麇，鸟翼谷卵，虫金 蚳 蝝 蕃 庶物也，右之训也。”《永语·王制》:“林麓川泽以时入而不禁。”“五谷不时，果实不熟，不粥于市；木不中伐，不粥于市；禽兽鱼鳖不中杀，不粥于市。”几乎对于各种可更新生物资源的合理利用都作出明确的规定，还设有官吏。如“川衡”掌握川泽的禁令，管水产；“迹人”掌握苑圃，田猎的政令。“圃人”掌囿游之兽禁，牧百兽。这些都是为了“山泽多禽兽，鱼鳖优多。”早在周朝就设有“苑”、“圃”(《春秋左传》19卷)。《列子·黄帝篇》曾记:“传卅三年，郑之有原囿，犹秦之有具圃也。君子取其麑鹿，以问敝邑，若何”。苑圃可能大致相当于现代的专营猎场。这种苑圃一直到清朝都有。

当时，从自然环境中把一些可以作为生活和生产的自然物质资料当作自然资源，在利用中局部地区已出现了矛盾，所以进行了单项资源的保护措施。当然谈不上在土地利用的同时，就具有改造自然和保护自然相结合的思想和认识。可是古代这些生物学措施对于自然资源的合理利用和保护还是有一定作用的，也是很可贵的，有些措施至今仍不失其现实意义。

随着资本主义的发展，自然资源和自然环境都受到更大程度

的改变或破坏，所以早在十九世纪中叶，就有人开始发出保护自然的呼吁。马克思在1869年 3 月25日给恩格斯的信中提到："……文明，如果它是自发的发展，而不是自觉的，则留给自己的只是荒漠。"①恩格斯在《自然辩证法》一书中也提到："……我们必须时时记住，我们统治自然界，决不象征服者统治异民族一样，决不像站在自然界以外的人一样，——相反地，我们……都是属于自然界，存在于自然界之中——。"这些警言对于合理利用自然和保护自然是有深刻意义的。

人们当时也认识到单项生物资源的破坏，必然会影响到自然的整体，为了拯救已被破坏的自然和自然资源，保护物种种源，必须采取措施；开始创建自然公园类型的保护区。这也就是世界上第一个近代的自然保护区——美国的黄石公园着手创建的年代（1869—1872）。随后澳洲的悉尼（1879），古陵加（1894），非洲的创世伐尔，纳他尔（1897—98）等自然公园都相继建立起来了。这些自然公园，至今也是驰名世界的大型自然公园。诗人的篇章、哲学家的警言，第一批自然保护区的创立，甚至"生态学"这个名词和概念的确立，都汇集在这些年代里，这决不是偶然的巧合。这是科学和社会发展的反映。这也是生物学发展的又一个转折。

本世纪五十年代末、六十年代初以来，整个世界的自然环境和自然资源的状况急剧变化，环境质量日逐恶化，以至有些地方破坏了包括人类本身在内的生物群体及其系统与环境系统之间客观存在的动态平衡，危及生计，出现了各种各样的"生态冲击"。自然环境和自然资源问题对全世界的压力是如此之强大，迫使人们不得不在世界范围内，为了世界的未来，各国共同考虑自然环境的保护问题。如前所述，联合国就环境和自然资源问题于1972年召开了世界人类环境会议。国际上一些重要学术组织先后组织了都有几十个国家共同参加的几个国际性的大规模科学研究规

① 马克思恩格斯信札选，俄文版1948年202页。

划，其宗旨为发展合理利用和保护自然环境和自然资源，改进人类与自然之间的全面关系，取得共同的基础。世界上很多国家都立法保护自然环境和自然资源，签订国际间的保护动植物种源的公约，为获得优良的自然环境质量和保护自然资源。

环境与资源　往常将自然分为环境和资源两大范畴，指自然环境为人类赖以生存的基本自然条件；自然资源是自然中人类能直接用于生活生产的各种自然物质的组成成分，包括土地、土壤、森林、草原、野生动物、植物、微生物、矿物以及其它。甚至不少动植物生态学家把人类区分环境和资源的概念，应用到动植物的环境因素分析上去，在生物赖以生存的客观环境条件中也分出“资源”。这样对人类来说，往往容易忘却了对所谓非资源性的环境因素的依附关系，又忽视了所谓自然资源具有的构成自然环境的功能和作用。如自然界的植物，既是人类可利用的自然资源，又是构成自然环境的重要组成。人类的自然资源的含义随着科学技术的发展，人类需求的转变和环境的变化其含义也不断的转变。有的所谓环境因素，既是人类生存所必不可少的客观条件，也是人类直接利用的自然资源，从这个意义上说，自然资源与自然环境之间并不存在截然的区分界限。

随着人类的不断发展，现代对待自然环境也决非可以无所顾忌、无所限制地利用。不仅是自然资源，即使自然环境也限制了人类的使用，利用自然环境必须象利用现在习惯称之为自然资源的物质条件一样，按着资源所具有的属性来利用，才能正确对待人类赖以生存的自然环境和自然生态系统。

以空气中的氧气为例。成人每天呼吸消耗 0.75 公斤氧气，排出0.90公斤二氧化碳，每人平均需有十平方米森林方可以满足呼吸作用的需要。还有工业排放的二氧化碳等。如依日本的估计，到1985年东京由于每月产生的二氧化碳为 400 万吨，就需要有14万公顷森林，才能保持这一地区的物质循环的平衡。若以东京一千万人口计，即每人平均需要林地 140 平方米，否则人们的健康

即将受到影响。而现在东京所有绿化面积每人平均约为4平方米。当然，目前局部地区的短缺是靠全球整体的补偿作用弥补的。

地球是一个富水的天体，71%的表面是海洋，地球的总贮水量约为14.5亿立方公里，其中海水占了97.5%，淡水只占2.5%，而淡水中的70%是冰，除去空气和土壤里的水分外，可以利用的江河水量不超过地球总贮水量的0.0001%。在世界淡水的总贮量中，苏联和加拿大就占有其中一半。90%的冰位于南极。淡水资源在地理分布上是不平衡的，加之降雨量在季节上和气候异常等造成的年际变化极大，这都加剧了淡水资源的不足和供应的不稳定。有些地区在夏季或雨季几乎整天下雨。而非洲等有些地区则几乎终年无雨，致使河流干涸以及庄稼和牲畜大量死亡。据1980年在巴黎召开的第十三届水源分配会议的估计，现在世界上有20亿人沒有安全的饮水。在有些国家能使用安全饮水的居民仅占20%左右。由于水源不清洁而引起的各类疾病每年竟高达6亿多人次。其中患吸血虫病的有2亿人，丝虫病的有2.5亿人，患疟疾的约有1.6亿人。由于水源不卫生引起疾病造成死亡者每天约有25000人。据联合国估计，如果居民都有安全的水源，世界婴儿的死亡率会减少一半。

据计算，地球上最近地质时代的水的总贮量是比较稳定的。但是由于人口的不断增长，城市扩大以及工农业的迅速发展，人类对水的消耗量与日俱增。估计在今后的25年里，人类对水的需要量还要增加一倍。仅人口增长一项，就使世界几乎一半地区的水需要量增加一倍。工农业用水的情况则更令人吃惊。据计算，生产一辆汽车需要40万公升水，生产1公斤钢要150公升水，1公斤纸要700公升水，1公斤合成橡胶要2000公升水。在农业上生产1公斤菠菜要用50公升水，1公斤小麦要1500公升水，1公斤大米4500公升水，1公斤牛肉3万公升水。

目前世界淡水水源污染问题严重，这又是一个问题。且不说人口稠密的工业区，甚至连无人居住的南极大陆、北冰洋等地的

冰雪也难以幸免。以地中海为例，瑞典科学院提供的资料表明，每平方公里海面上有500公升焦油，每年流入地中海的污染物有：洗涤剂6万吨，汞100吨，铅3800吨，有机氯杀虫剂90万吨，氮、磷110万吨，放射性元素2500居里。它可能是世界上最脏的海，如果不采取紧急措施制止污染，该海的所有海洋生物将不到50年会全部绝迹。

空气和水这种素不被认为是“资源”的自然环境因素，总被认为是理所当然的取之不尽、用之不竭的物质，现在也都迫使人类不得不把它们作为维持生计的基本物质条件而加以认真对待。其它的自然环境和自然资源因素之间相互转化，性质上的两重性就更可想而知了。

由此可见，任一自然环境因素的利用，现在都应按照资源的属性来加以利用，不仅有质的特性，而且具有量的特征，它们也有贮量、负载量，转换速度，可利用率和利用系数等的特性。整个环境就是资源，另一方面，过去习惯称之为自然资源的对象，也就是自然环境的组成。自然资源和自然环境互相转化，都具有两重性。明确这个概念，对于我们正确合理利用自然环境和自然资源是十分重要的前提。

自然保护　从历史发展各阶段的特点来看，“利用”和“保护”这一对矛盾的发展，反映了各阶段人类如何认识其本身以及如何对待自然的哲理，表现了各阶段自然保护对策的主导思想。

从古代的对动、植物资源的单项保护，到十九世纪开始形成的生物资源和自然环境一起保护，再发展为近代的环境保护和自然保护并行不悖的阶段，现在正进入整体的自然保护，或称为世界保护、或整体的自然经营管理阶段。

保护（conservation）这个概念有一个发展过程。最初提出的保护，实际上是指保卫（protection），如我国古代的自然保护措施“不时”则“不入”，“不围”、“不取”等，以及早期的自然保护区犹如设墙而围，都是静止的保卫，单纯保持住现存

的生物体。稍后所谓保护概念实质是保存（preservation），其含义是不仅保卫现存的生物体，而且要保持物种及其赖以生存的环境，使之共存。最后，才有近代含义的保护（conservation）。甚至近来把经营管理（management）与保护结合起来并提，还有的用保护管理（conservancy）这个概念。国际性的自然保护组织——国际自然和自然资源保护同盟(IUCN)的名称曾多次易名，本世纪初，它的原名为自然保卫国际咨询委员会（International Advisery Committee on the Protection of Nature），因保护概念的发展，经几次易名，直到1956年全会通过，着重强调“保护”这个概念，改为现名International Union for Conservation of Nature and Nature Resources（简称 IUCN），也是最明显地反映了“保护”这个概念的发展。

现在的保护不只是消极的保护，而是为了合理利用的保护，所谓合理利用，并不是片面的指直接利用；为了合理利用，首先要保卫住，保存起来，以至保护好；只有保护好，才有可能持续的合理的利用。

现在的保护是在生态系统的理论基础上，研究自然和自然资源动态平衡的规律。保护自然环境和自然资源；预测各种因素的影响，预测人类社会活动的较远的影响，进行综合分析，权衡选优，旨在调节人类与其赖以生存的整个自然环境的关系，特别是保护自然的整体性。不是单项解决，而是全面考虑，从而有支配和调节各种影响的可能；在调节人类与其环境之间全面关系的基础上，要求自然整体能满足包括人类本身在内的整个自然界生命系统的最适生存条件，加强人类有效的合理经营管理自然和自然资源的能力，这也就谓之整体自然保护。

现代的自然保护不仅仅是保护生物物种或有生命的自然资源，而是适合人类各方面的需要，而探术理智的合理利用自然整体的科学理论与哲理，是生命科学中的一个领域。

自然环境和自然资源是国家建设的物质基础本底。脱离了这

样一个本底，超越了自然环境和自然资源的潜能，就会破坏生态平衡，导致大自然的惩罚，象控制人口的增长一样，对自然环境和自然资源的利用，国家必须加以认真的管理和控制。很多国家都有不同的单行的和综合的自然资源保护管理法、资源管理利用必须法制化。保护好自然环境和自然资源已是举国上下要认真对待的一个重大问题。

为了做好自然资源和自然环境的保护工作，必须加强教育，提高认识。特别是自然资源的作用，不只表现在产品和产值的利用价值上，而且还不断用它们本身来充实和改良环境，使生态系统得到更新和发展，这比它们提供产品、产值的意义更为重要。从某种意义上讲，整个环境都是人类生存的基础资源。此外，所谓合理利用自然资源，特别是有生命自然资源，就目前的认识，其含义应包括：

① 发展一个国家全部国土面积上可更新资源，在不破坏整体的环境和自然资源的前提下，随着社会的发展，特别是人口增长，保持持续利用其全部的可利用的自然资源。

② 从生态学观点来说，自然界本身就是系统关系，是多维的。生态系统具有很强的整体适应性，调谐性和较高的物质和能量转化的水平，掌握它们内在规律，就有可能较合理地利用自然资源。自然的一切不同类型的环境或土地都具有其本身能提供的多种物质，而不是单一的。所以不能只搞单一性生产，而排挤其它生产，更不应该主观地不适时适地的搞单一生产，合理利用必然是综合利用的。

③ 从历史上看，合理利用逐渐趋向于要不断改变传统的直接利用方式，只凭借过去的知识或认识水平上的初级利用方式是不够的，需要开拓新的利用方式。

④ 平衡利用和保护的支点是建立均衡稳定的管理控制体系和措施。

因此，在国家经济建设长远规划和国民经济总的安排上，必

须按自然的生态学规律和社会经济规律办事，保持可更新自然资源的持续稳产，保证自然环境所必要的结构，本着量入为出的原则，安排资源的利用。应坚决杜绝和防止那种不顾环境和资源的实际情况，盲目递增生产指标，凭主观和官僚主义的方式安排生产的错误作法。要认眞研究自然和自然资源动态平衡的规律，预测多种因素的影响，综合分析，权衡选优，以调节人类与其赖以生存的整个自然环境之间的关系。自然环境和自然资源的规划和合理利用必须通过生态系统的评价和环境的估计两方面的工作。特定的生态系统由于它的功能所决定的，有特定的利用方式。不只是负载量、土地评价、土地适宜性等，而是多种动能和谐的，可以共同综合利用。所以生态系统的适宜性是按特定利用而定的，或可依此分类或估价。评价必须要比较需要输入的和能获得输出的之间的优裕性和最适性，要比较环境影响的估计（environmental assessment），要比较资源分配利用（use allocation）的最适性以及有关的问题，及特定利用的基础。评价应是多学科、多专业、多行业的；评价也需要与自然的，经济的、该地区社会的、传统等各方面联系。由于现阶段的知识有限，还应留有选择的余地。同时，要特别注意到保护对人类有利的自然整体性。

所以，不论从国家生活的任一方面，如工、农、林、牧、副、渔、医等对于自然环境或对自然资源，都应该加以正确对待，合理利用和积极保护。今天，人类与环境的关系这个问题已经不仅是一个纯粹的学术问题，而是摆在人类面前需要认眞对待的一个重大社会问题，关系到人们生活、生产和生存的切身大事，必须引起广泛的注意和认眞的对待。这是关系到子孙后代长远利益的万年大计，涉及到社会的各方面，必须引起全国重视，发动群众，开展全民族规模的普及教育运动，使之家喻户晓，眞正自觉地保护好哺育中华民族伟大祖国的大好江山。这也是学习生态学的重要目的之一。

中科院植物所图书馆
S0012930

复习思考题

一、生物与环境的关系

1. 理解生物、环境、生命的含义。

2. 理解生物界的不同组成结构及其特点。

3. 理解生物与环境因子的关系。

4. 理解生态平衡，有哪些日常见闻中讲的所谓生态平衡是用泛了的。

二、生物与环境的关系在空间上的反映

1. 理解生物自然分布的规律。

2. 试述在社会生活实践中有哪些方面，可以应用生物的自然分布规律的知识处理问题的。

三、生物与环境的关系在时间上的反映

1. 理解生物节律。

2. 试用等候线原理解释或解决一个你所熟悉可解决而未解决的问题。

四、生物与环境的关系在功能与数量上的反映

1. 理解生态学流程及其意义。

2 试就数量变动，参阅参考书，进一步找出生物与环境的关系在数量上反映的其它实例及其实践意义。

五、人类与环境的关系

1. 人类起源与环境的关系。

2. 人类对环境的影响。

3. 如何正确对待自然环境与自然资源。例举你在日常生活实践中遇到哪些应予制止的不合理利用自然环境和自然资源的问题，并试讨论之。

58.1
144

012558

普通生物学
专题汇编(下)

借者单位	借者姓名	借出日期	还书日期

012558

收到期	83年8月12日
来源	32.92元 (21本)
书价	1.35元
单据号	1724858
开票日期	83.8.12.

书号：13209·20

定价：1.35 元